Revue suisse Zool.	Tome 87	Fasc. 2	p. 473-512	Genève, juin 1980

Ephippiger terrestris (Yersin) und *E. bormansi* (Brunner v.W.) (Orthoptera): Unterarten einer polytypischen Art. Beschreibung einer dritten Unterart: *E. terrestris caprai ssp. n.* aus den ligurischen Alpen

von

A. NADIG

Mit 38 Abbildungen und 2 Tafeln

Abstract

Ephippiger terrestris **(Yersin) and** E. bormansi **(Brunner v.W.) (Orthoptera): subspecies of a polytypic species. Description of a third subspecies:** E. terrestris caprai **ssp. n. from the Ligurian Alps.**—Based on the study of the types and partly on morphometric analyses of extensive material from various regions in the area of diffusion, the author concludes that *Ephippiger terrestris* (Yersin, 1854) and *E. bormansi* (Brunner von Wattenwyl, 1882) must no longer be regarded as two distinct species, but, together with a new form from the Ligurian Alps, *E. terrestris caprai* ssp. n., as subspecies of a single polytypic species. In the contactzone of the areas of *E. terrestris terrestris (t.t.)* and *E. terrestris bormansi (t.b.)* in the "Alpes Maritimes" there are populations occupying an intermediate position. Today's distribution can be explained by the following hypotheses: i) the area once common to the species was fragmented by the pleistocene extension of the glaciers in the maritime alps; ii) the infra-specific evolution was enhanced by mutations and selection; iii) the subspecies that thus resulted in the border areas were able to extend their area in a climatic phase more favourable for them; and iv) a natural hybridazation occurred in at least the border areas of the *t.t.* and *t.b.* A taxonomic recognition of the hybrid populations is not justified on account of their variability. The three subspecies are described and compared in a synoptic table.

INHALTSÜBERSICHT

1. EINLEITUNG, ABKÜRZUNGEN

Im Jahre 1960 hatte ich bei der Neubeschreibung topotypischer Individuen von *E. bormansi* die Frage aufgeworfen, ob es in der Kontaktzone der Verbreitungsgebiete von *E. terrestris* und *E. bormansi* in den französischen Alpen zu einer natürlichen Hybridisierung beider Arten gekommen sein könnte. Zur Klärung dieser Frage unternahm ich im Lauf der letzten Jahre ausgedehnte Exkursionen im ganzen westlichen Alpenbogen zwischen dem Lago di Como im NE und den ligurischen Alpen und der Provence im SW. Ich beobachtete Populationen in ihrem Biotop, photographierte lebende Tiere und taxonomisch wichtige Merkmale an narkotisierten Individuen. Ich sammelte — wenn immer möglich — grosse Serien, im ganzen 397 ♂, 316 ♀ und zahlreiche Larven. Sie stammen von 26 Fundorten. Neben dem selbstgesammelten Material standen mir die Typen von *E. terrestris* aus dem Muséum d'Histoire naturelle, Genève, Tiere aus den Museen von Paris und Genova sowie das von Dreux gesammelte Material zur Verfügung. Gestützt auf das Studium dieses umfangreichen Materials, vor allem auf morphometrische Untersuchungen, gelange ich zum Schluss, dass Populationen höher gelegener Fundorte der französischen Alpes Maritimes eine Zwischenstellung zwischen *E. terrestris* und *E. bormansi* einnehmen und dass es richtig sein dürfte, diese beiden Formen nicht länger als allopatrische Arten, sondern als Unterarten einer polytypischen Art aufzufassen. Eine dritte Form, die ich in den ligurischen Alpen, zuerst am Mte. Bignone über San Remo fand, beurteile ich als eine weitere Unterart von *E. terrestris*. Sie wird in der vorliegenden Arbeit als *E. terrestris caprai* ssp. n. beschrieben. Ich freue mich, sie Dott. Felice Capra, dem verdienten italienischen Orthopterologen, der diese Form als erster entdeckte und der meine Arbeit durch Material aus seiner Sammlung und Fundortsangaben förderte, widmen zu dürfen.

Wie die meisten älteren Autoren stützte sich Yersin bei der Beschreibung von *E. terrestris* auf nur wenige Individuen (2 ♂, 1 ♀); Merkmale, die nach neueren Erkennt-

nissen taxonomisch von besonderer Bedeutung sind (z.B. Gestalt der Titillatoren) blieben, dem damaligen Stand der Kenntnisse entsprechend, unberücksichtigt. Deshalb drängt sich eine Neubeschreibung unter Berücksichtigung der Variationsbreite auf. Aber auch eine ergänzende Beschreibung von *E. bormansi* ist geboten. Denn bei meiner Neubeschreibung im Jahre 1960 stand mir zwar topotypisches Material vom Campo dei Fiori und von 5 weiteren Fundorten der Insubrischen Region zur Verfügung; das seither gesammelte Material, das z.T. aus den piemontesischen Alpen stammt, zeigt aber, dass die Variationsbreite gewisser Merkmale grösser ist, als ich angenommen hatte.

Eine möglichst genaue Erfassung der Variationsbreite taxonomisch wichtiger Merkmale der topotypischen Populationen war notwendig, um beurteilen zu können, ob die Populationen der französischen Alpes Maritimes tatsächlich eine Zwischenstellung einnehmen und ob gewisse Merkmale sich klinal verändern.

Ich danke den Herren Ph. Dreux, Paris; B. Hauser, Genève; R. Poggi, Genova, für Material, das sie mir in zuvorkommender Weise zur Verfügung gestellt haben. Ich danke aber auch Frl. U. Kroseberg, Zuoz, meiner früheren Assistentin, welche dieses und andere Manuskripte meiner Arbeiten ins Reine schrieb und mir bei den Korrekturen behilflich war, sowie Dr. P. Zingg, Zuoz, für die Reproduktion von Abbildungen.

Abkürzungen und Zeichen
(alphabetisch geordnet)

allg.	=	allgemein, im allgemeinen
bes.	=	besonders
corp.	=	corpus (oris)
fe.po.	=	femora (um) postica (orum)
GR	=	Graubünden
La.	=	Larve
long.	=	longitudo
lk	=	links
M.	=	Monte
ovip.	=	ovipositor (is)
P.	=	Pizzo
pron.	=	pronotum (i)
Prop.	=	Proportion
rel.	=	relativ
rt	=	rechts
t.b.	=	*Ephippiger terrestris bormansi*
t.c.	=	*Ephippiger terrestris caprai*
t.t.	=	*Ephippiger terrestris terrestris*
TI	=	Ticino
V.	=	Val

Himmelsrichtungen:

N	=	Norden, nördlich
S	=	Süden, südlich
E	=	Osten, östlich
W	=	Westen, westlich
*	=	Messmethoden vergl. S. 476 ff.

Abkürzungen, die sich auf bestimmte morphologische Merkmale beziehen, vergl. Legenden zu den Fig. S. 476, 489, 491.

2. ZU FACHAUSDRÜCKEN UND MESSMETHODEN

Um Vergleiche zu erleichtern, schliesse ich mich — mit wenigen Ausnahmen — der von Harz (1969) verwendeten Nomenklatur an.

Kopf: ich unterscheide zwischen dem „fastigium verticis", das bei der in der vorliegenden Arbeit behandelten Gruppe kompress ist und stark vorsteht und dem durch eine Quernaht davon getrennten, viel kleineren „fastigium frontis" („Stirnschwiele", „Stirnhöcker").

Thorax (Fig. 1) [1]*:* Das Pronotum der Ephippigerinae hat charakteristische sattelförmige Gestalt. Es wird auf allen Seiten von einem meist schmalen Saum (SA) begrenzt. Durch zwei deutliche Querfurchen, den Sulcus 1 (SU 1) und den Sulcus 2 (SU 2) wird

[1] Die Beschreibung des Pronotums bezieht sich nicht nur auf die in dieser Arbeit behandelte Art, sondern auf Ephippigerinae im allg. Eine derartige Beschreibung scheint mir notwendig zu sein, da in bezug auf manche Begriffe Unklarheit besteht. Auch wurde bis jetzt gewissen, taxonomisch wichtigen Merkmalen, zu wenig Bedeutung beigemessen, andere wurden überbewertet.

Fig. 1.

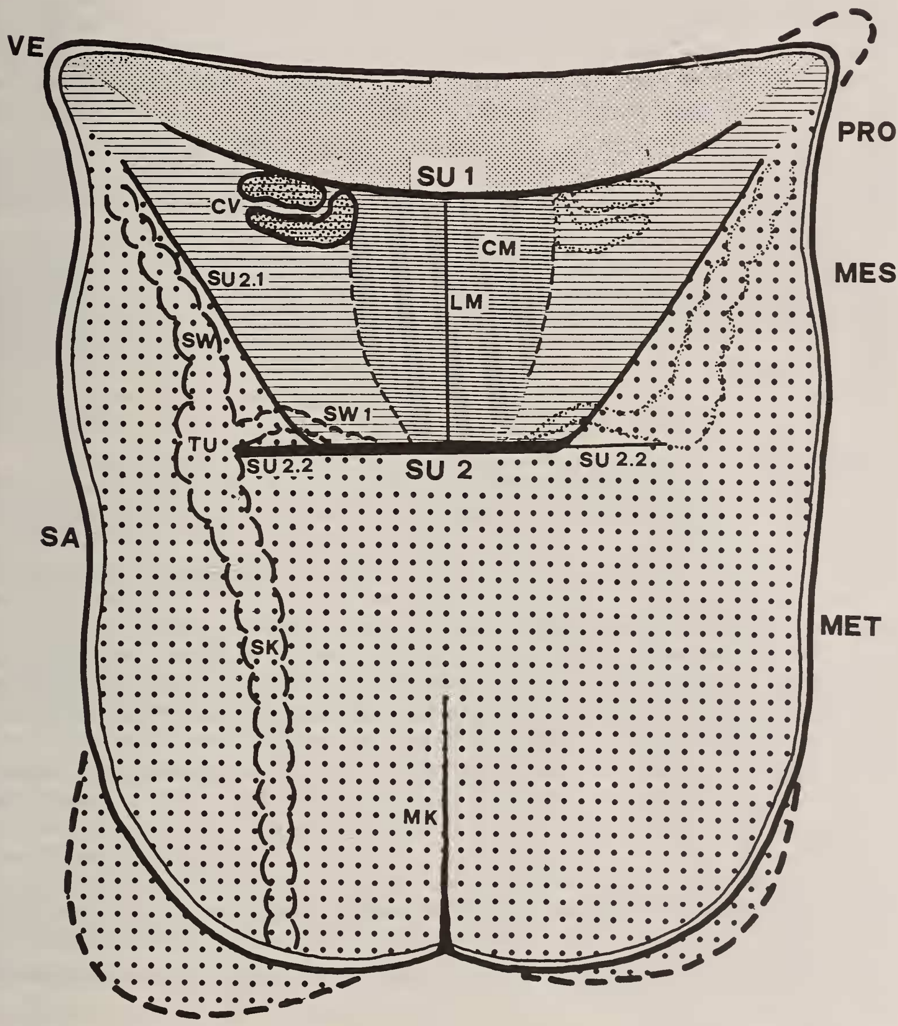
Schematische Darstellung des Pronotums einer Ephippigerinae, von oben (auf der linken und rechten Seite der Zeichnung verschiedene Varianten)

Bezeichnungen:

PRO = Prozona, fein, dicht punktiert.
MES = Mesozona, schraffiert.
MET = Metazona, grob, locker punktiert.
CM = Campus medianus = Mittelfeld der MES.
CV = Callus verrucosus = warzen- oder schwielenartiger Höcker zu beiden Seiten des CM, am Vorderrand der MES.
DI = Discus, Oberseite des Pronotums.
LM = Linea mediana = Mittellinie der MES.
MK = Mittelkiel der MET.
PA = Paranota, abfallende Seiten des Pronotums (der PRO, der MES und der MET).
SA = Saum des Pronotums.
SK = Seitenkiel der MET.
SU 1 = Sulcus 1 = erste Querfurche.
SU 2 = Sulcus 2 = zweite Querfurche (auch Hauptquerfurche, nach Harz: „Sulcus" schlechthin) mit Abzweigungen:
  SU 2.1 = schräg nach vorn (gegen die VE) ziehende Nebenfurche, bildet auf den PAR die Grenze zwischen MES und MET.
  SU 2.2 = gerade seitliche Fortsetzung des SU 2 in Richtung TU.
SW = Seitenwulst, Fortsetzung des SK auf den PAR, säumt den SU 2.1 [1].
  SW 1 = Abzweigung des SW, zieht von dem TU bogenförmig zum Hinterrand des CM, unterbricht oft den SU 2.1.
TU = Tuber metazonae lateralis, ein taxonomisch wichtiger, mehr oder weniger vorgewölbter, „schulterartiger" Höcker am Vorderrand des DI der MET, dort, wo SU 2.2, SK, SW und SW 1 zusammenkommen.
VE = Vorderecken.

[1] Wenn ich für den SW eine andere Bezeichnung wähle als für den SK, obwohl er dessen natürliche Fortsetzung bildet, dann deshalb, weil er in der Regel nicht kielartig vorsteht, sondern einen flachen oder erhabenen Wulst bildet.

es in drei Abschnitte geteilt: die Pro- (PRO), Meso- (MES) und die Metazona (MET). Die dorsale Fläche aller drei Abschnitte wird als Discus (DI), die nach unten gebogenen Seiten werden als Paranota (PA) (= „Lobi deflexi") bezeichnet.



Der SU 1 verläuft mehr oder weniger bogenförmig, auf dem DI fast parallel zum Vorderrand. Er erreicht die Vorderecken (VE) des Pronotums nicht, so dass Pro- und Mesozona hier ineinanderübergehen. Der SU 2 verläuft auf dem DI gerade, fast parallel zum Su 1. Auf den Seiten, dort, wo der DI in die PA übergeht, gabelt er sich in zwei Aeste: Der Hauptast (SU 2.1) bildet auf den PA die Grenze zwischen der MES und MET. Er zieht in ventro-cranialer Richtung gegen die VE; der zweite Ast (SU 2.2) ist kürzer. Er bildet die gerade Fortsetzung des mittleren Teiles des SU 2 und endet

ungefähr dort, wo die Seitenkiele (SK) der Metazona (sofern vorhanden!) enden. Die SK setzen sich in ventro-cranialer Richtung in einen mehr oder weniger breiten, glatten oder gerunzelten Wulst: Seitenwulst (SW) fort, der den SU 2.1 begrenzt. Die Stelle, an welcher der SK in den SW übergeht und an der auch der SU 2.2 endet, steht bei manchen Arten höckerartig vor; bei anderen bildet er einen flachen, gerundeten Buckel. Ich bezeichne diese taxonomisch wichtige Stelle als Tuber metazonae lateralis (TU). In der Gegend des TU zweigt bei manchen Arten vom SW ein schwächerer Seitenast ab (SW 1), welcher meist bogenförmig nach vorn-innen, zum Hinterrand der MES zieht. Der SW 1 kann den SU 2.1 unterbrechen. Oft ist der SU 2.2 kräftiger und breiter als der SU 2.1. In solchen Fällen tritt der SU 2 zusammen mit dem SU 2.2 als markante, oft breit rinnenförmige Furche in Erscheinung, die von einem TU zum anderen zieht und das Pronotum rechtwinklig zur Längsachse in zwei Hälften gliedert [1]. In solchen Fällen können die TU so stark hervortreten, dass sie — von oben gesehen — über den unteren Rand des Pronotums hinausreichen, die MET somit an ihrem vorderen Rand breiter ist als am Hinterrand.

In der Mitte des DI der MES zeichnet sich oft ein mehr oder weniger scharf begrenztes schildförmiges Feld ab, das ich als Campus medianus = Mittelfeld (CM) bezeichne. Der CM ist häufig feiner skulpturiert als die PA der MES. Zu beiden Seiten des CM kann die Runzelung der PA am Vorderrand so stark sein, dass diese Stelle als schwielen- oder warzenartiger Höcker: Callus verrucosus (CV) markant hervortritt (auf Fig. 1 auf der lk Seite stärker hervorgehoben). Der CM kann durch eine median verlaufende, manchmal leicht eingetiefte Linie, Linea mediana (LM) zweigeteilt sein.

Die MET steigt vom SU 2 mehr oder weniger steil an und ist nach hinten, aber auch nach den Seiten hin mehr oder weniger gewölbt. Ihr DI kann sich nach hinten erweitern, parallelseitig sein oder (siehe oben!) verschmälern. Der Mittelkiel (MK), die Fortsetzung der LM kann auf der ganzen Länge der MET deutlich hervortreten; er kann vollständig fehlen oder oft nur gegen den Hinterrand hin angedeutet sein. Bei gewissen Arten ist der DI der MET längs des MK giebelartig gehoben. Die Seitenkiele (SK) können auf ihrer ganzen Länge kantig, körnig oder wulstig hervortreten, sie können aber auch fehlen, nur vorn, hinter den TU erkennbar sein oder vor dem Hinterrand des Pronotums verstreichen. Je nach ihrer Ausbildung geht der DI der MET sanft gerundet oder recht-bis stumpfwinklig in die PA über. Im Bereich der PA setzt sich die MET — dem Verlauf des SU 2.1 entsprechend — in einen meist dreieckigen Lappen, Lobus metanoti (LM) fort, der bis zur Einlenkungsstelle der Vorderbeine reicht. Der LM wird an seinem oberen Rand vom SW begrenzt. Der untere Rand der PA verläuft fast gerade oder mehr oder weniger gewellt. Uber und etwas hinter der Stigmenöffnung zeichnet sich fast immer eine Einbuchtung ab. Vorn geht der untere Rand meist gerundet in den Vorderrand der PRO über. Die VE können aber auch dreieckig oder lappenartig vorgezogen sein (auf Fig. 1 rt!). Hinten geht der untere Rand meist gerundet in den Hinterrand des DI der MET über; doch kann der hintere Teil der PA auch lappenartig vorspringen (auf Fig. 1 lk!).

Messmethoden:

1. Breite des Pronotums am Vorderrand: Breite zwischen den beiden VE (senkrecht von oben gesehen). — Breite am Hinterrand: Breite zwischen dem linken

[1] Harz (S.XIX) unterscheidet zwar eine 1. und 2. Querfurche, bezeichnet aber die zweite als „Sulcus" schlechthin und unterscheidet dementsprechend nur eine Prozona (die meine PRO und MES umfasst) und eine Metazona (meine MET).

und rechten unteren Rand der PA, und zwar an der breitesten Stelle (somit nicht nur Breite des DI!).

2. Gesamtlänge des Pronotums: längs der Mittellinie gemessen, und zwar in einer Geraden, die von der Mitte des Vorderrandes zur Einkerbung am Hinterrand zieht. Da die Tiefe der Einkerbung individuell verschieden sein kann, können die so ermittelten Werte erheblich variieren.

3. Länge der einzelnen Pronotumsabschnitte: das Objekt wurde jeweils so lange gedreht, bis jeder der drei Abschnitte (PRO, MES, MET) sich in seiner ganzen Länge (also nicht perspektivisch verkürzt!) dem Beschauer darbot. Diese Feststellung ist bes. in bezug auf die gewölbte MET wichtig! Messpunkte: Mitte der SU.

Abdomen: Vergleichsmessungen an narkotisierten und getrockneten Tieren ergaben, dass das Abdomen beim Trocknen auch bei sorgfältigem Ausstopfen, fast immer schrumpft, und zwar um ca 8—10% der ursprünglichen Länge. Um Vergleiche mit den Angaben anderer Autoren zu ermöglichen, beziehen sich die in der vorliegenden Arbeit gegebenen Werte auf getrocknetes Material. Die Körperlänge (long. corp.) entspricht der Distanz zwischen Kopfgipfel und dem Hinterrand des Epiprokts in natürlicher Lage (bei Individuen, bei denen der EP sich beim Trocknen nach unten bog, muss dessen Länge mitberücksichtigt werden).

♂: Cerci:

Ich unterscheide einen proximalen und einen distalen Teil. Die Grenze bildet der Innenzahn. Das Ende des meist konischen distalen Teils bezeichne ich als Apex = Cercusende, nicht — wie Harz — als „Endzahn".

Titillatoren (Fig. 23):

Dem Beispiel von Harz folgend unterscheide ich zwischen Apikalteilen (AT) und Basalteilen (BT) [1]. Bei Punkt B und D gehen beide ineinander über. Eine scharfe Grenze lässt sich nicht ermitteln. Dies gilt besonders für die Gegend von Punkt D, wo die AT in sanfter Rundung in die BT übergehen. Bei Punkt B nähern oder berühren sich der rechte und linke Titillator. An dieser Stelle erweitern sie sich nicht nur mediad, sondern auch ventrad mehr oder weniger stark (bei Betrachtung von oben nicht zu erkennen!).

Ich bezeichne als:

a: Breite der AT, auf der Medianfläche gemessen ohne Miteinbezug der randständigen Dornenreihe.

b: Länge des distalen (freien) Abschnittes der AT = Abstand B—C.

c: Gesamtlänge der AT = Abstand A—C.

d: Länge der nach hinten umgebogenen Schenkel der BT = Abstand A—E.

Diese Strecken wurden mit Hilfe eines Okular-Messgitters gemessen.

[1] In früheren Publikationen, z.B. bei der Neubeschreibung von *E. bormansi* (1960) hatte ich dem Vorschlag Rammes (1951) entsprechend, die Apikalteile als „Schenkel", die Basalteile als „Basallappen" bezeichnet.

Proportionen:

a: b: Verhältnis der Breite der AT zur Länge ihres distalen Abschnittes.

a: c: Verhältnis der Breite der AT zu ihrer Gesamtlänge.

b: c: Verhältnis der Länge des distalen Abschnittes der AT zu ihrer Gesamtlänge.

c: d: Verhältnis der Gesamtlänge der AT zur Länge der nach hinten umgebogenen Schenkel der BT.

Die für die Proportion a: c und c: d ermittelten Werte sind zuverlässiger als jene für a: b und b: c, da der Vorsprung bei Punkt B nicht immer deutlich zu erkennen ist.

♀: Die Subgenitalplatte ist in ihrer Mitte, dort, wo sie die Basis des Ovipositors bedeckt, membranös und deshalb meist in Falten gelegt. Auf den Seiten ist sie in der Regel stärker sklerotisiert. Dies ist der Grund, weshalb sich ihre Form und besonders Breite und Tiefe ihrer Ausrandung je nach dem Grad der Schrumpfung ändern.

Länge des Ovipositors: während Brunner die Länge von der Insertion der unteren Valven bis zur Spitze misst, beziehen sich die Angaben von Harz (S. XX und Fig. 17) auf die Distanz zwischen Gonagulum und Spitze. Ich schliesse mich in der vorliegenden Arbeit — im Gegensatz zum Jahre 1960! — der Messmethode von Harz an. Man muss sich vor Augen halten, dass die so ermittelten Werte um mehrere % kleiner sind als die nach der Methode von Brunner gemessenen.

3. BESCHREIBUNGEN

3.1 E. terrestris s.l.

(Merkmale, die allen drei Unterarten gemeinsam sind)

Kopf: Fastigium verticis kompress, dorsal mit einer meist schmalen oder schmal lanzettförmigen, von seitlichen Wülsten begrenzten Furche. Fastigium frontis: ein halbkugelig vorspringender kleiner Höcker. Hinterhaupt: schwarz. Antennen lang, in der proximalen Hälfte gleich gefärbt wie der Körper, in der distalen verdunkelt.

Thorax: Pronotum auf allen Seiten von einem schmalen, glatten Saum begrenzt, der am unteren Rand am breitesten ist. Vorderrand breit bogenförmig ausgerandet; Hinterrand in der Mitte eingekerbt, seitlich davon mehr oder weniger konvex. Pronotum am Hinterrand etwa um die Hälfte breiter als am Vorderrand (Proportion: 1: 1,4—1,6) * Der SU 1 liegt ungefähr in der Mitte zwischen PRO und MES (Prop.*: 1: 0,9—1,1; nur in einem Fall 1: 1,3). MET stets deutlich länger als PRO und MES zusammen (Prop: PRO + MES: MET = 0,6—0,8: 1). PRO fein quergestreift oder -gerunzelt, am Hinterrand oft etwas wulstig erhaben. SU 1 schmal, gebogen, rel. tief. Er verläuft in der Mitte parallel zum Vorderrand, auf den Seiten nähert er sich dem Vorderrand. Er erreicht die VE nicht, so dass hier PRO und MES ineinander übergehen. Campus medianus (CM) deutlich, seitlich aber nicht immer scharf begrenzt. Callus verrucosus (CV) stets zu erkennen, nicht immer gleich deutlich. SU 2 auf dem DI gerade, fast parallel zum SU 1. MET runzlig. Zwischen den Runzeln, die vorn parallel verlaufen, hinten zu einem netzartigen Maschenwerk verschmelzen, häufig (nicht immer!) einzelne dunkle „eigestochene“ Punkte. Der DI geht vor allem im hinteren Teil der MET gerundet in die PA über. Der untere Rand der PA ist über und etwas hinter der Stigmenöffnung immer, aber verschieden tief, ausgerandet.

Elytra: Der Diskus wird in Ruhelage (beim Zirpen wird die MET des Pronotums gehoben) ganz vom Pronotum bedeckt. Die Zellen sind braun, die Adern gelb. Am abfallenden Teil schliessen sie sich zu einem engmaschigen Netz zusammen. Der flach umgelegte Saum ist membranös, undeutlich in Zellen gegliedert, meist rötlich verfärbt. — Die Zahl der Dornen an den Vordertibien und an den Postfemora variiert stark und ist deshalb taxonomisch wenig signifikant. Häufig ist die Zahl der Dornen an einem Beinpaar auf den beiden Körperseiten verschieden gross. Es kommen auch Tiere vor, bei denen die Vordertibien oben, aussen völlig unbewehrt sind (auch der Enddorn fehlt!).

Abdomen:

♂: Das 10. Tergit (10.T) ist breit, an der Einlenkungsstelle der Cerci (von hinten — oben gesehen) ausgerandet. Von der Ausrandung erstreckt sich auf beiden Seiten je eine dreieckige bis elliptische, schwächer sklerotisierte, häufig rötlich verfärbte Fläche mediocraniad gegen den Vorderrand des Tergits (Fig. 7—9, punktiert). Dazwischen geht das 10. Tergit nahtlos in den Epiprokt (EP) über. Eine Längsfurche durchzieht ihn fast bis zum Hinterrand. Der distale Teil des EP hat die Gestalt einer viereckigen Platte, deren Hinterrand abgestutzt, leicht ausgerandet oder leicht vorgezogen sein kann (Fig. 7—8 und 12—19). Die hinteren „Ecken" der Platte sind weniger sklerotisiert als der mittlere Teil. Sie können gerundet (Fig. 7—8, 16, 17, 19) oder in kürzere oder längere, meist dreieckige Fortsätze ausgezogen sein (Fig. 12—15, 18). Diese Fortsätze liegen auf der gleichen Ebene wie der mittlere Teil des EP. Wenn sich aber die Cerci schliessen, also gegeneinander neigen, drücken sie die weicheren, membranösen „Hinterecken" nach unten, so dass von oben nur der mittlere stärker sklerotisierte Teil des EP als dreieckige Platte zu sehen ist (Fig. 9). Durch den seitlichen Druck der Cerci wird der EP zudem längs der Mittellinie gefaltet, so dass er tief längsgefurcht erscheint. Ein ähnlicher Vorgang spielt sich durch Schrumpfung beim Trocknen der Tiere ab. Irreführende Beschreibungen Yersins und Brunners sind diesem Umstand zuzuschreiben [1]. — Die Cerci (Taf. I: 1—34) sind länger als der EP.

Der Innenzahn ist weit gegen das Cercusende gerückt, was Brunner veranlasst hat, den Cercus als „dichotomus" zu bezeichnen. In Extremfällen (z.B. Taf. I: 32) gewinnt man tatsächlich den Eindruck, der Cercus sei zweigespalten. Der proximale Teil des Cercus ist mehr oder weniger cylindrisch, der distale (= Apex) hat die Gestalt eines kurzen am Ende abgerundeten oder zugespitzen Kegels. Bei einzelnen Individuen ist diesem Kegel ein winziges, dunkel gefärbtes Spitzchen gleichsam „aufgesetzt" (Tafel I: 14, 30). Die Cercusbasis ist aussen mehr oder weniger erweitert. Sein Aussenrand ist gerade oder konkav. — Die Subgenitalplatte ist am Hinterrand ausgerandet. Breite und Tiefe der Ausrandung variieren, sind aber bei getrocknetem Sammlungsmaterial auch weitgehend vom Schrumpfungsgrad abhängig. Dieses Merkmal ist taxonomisch wenig aussagekräftig. Das gleiche gilt für die Styli, deren Länge in ein und derselben Population stark variieren kann.

Titillatoren (Fig. 20—26 und Taf. II): Die Apikateile (AT) haben die Gestalt von Messerklingen ,deren „Rücken" nach innen-unten und deren „Schneide" nach oben-aussen gerichtet ist. In der Regel ist nur diese mit craniad gekrümmten Dornen bewehrt, die meist in einer Reihe stehen. Länge der Dornenreihe, Zahl und Anordnung der Dornen variieren beträchtlich: Die Dornenreihe kann nur bis etwa zur Mitte der AT (Fig. 22; Taf. II: 1, 7, 13, 21) oder bis in die Gegend des Punktes D reichen, also bis zur Stelle, an welcher der AT in den BT umbiegt (Fig. 23, 24, 25; Taf. II: 3, 6, 8, 10, 17, 18, 20, 23,

[1] vergl. Fussnoten S. 483 und S. 487.

24, 25). Bei einzelnen Individuen gabelt sich die Dornenreihe an ihrer Basis in zwei oder drei kurze Aeste (Fig. 26). Einzelne Dornen oder Dornengruppen können auch abseits der Dornenreihe auf der medianen (Fig. 23, 25; Taf. II: 2, 3, 5, 8, 9, 11, 13, 14, 15, 17, 20, 23, 24, 25), seltener auf der lateralen Fläche (Taf. II: 5, 9, 19, 22, 24) oder an der medio-ventralen Kante (Taf. II: 4, 18, 22) der Apikalteile stehen. Das Verhältnis der Breite zur Länge der AT (a: c) variiert zwar innerhalb bestimmter Grenzen individuell, doch ergeben sich bei Messungen * an grossen Serien in dieser Hinsicht Unterschiede, die eine Trennung der Unterarten ermöglichen. Das gleiche gilt für das Verhältnis der Gesamtlänge der AT zur Länge der Schenkel der BT (c: d).

♀: Das 10.T ist wie beim ♂ breit und an der Basis der Cerci leicht ausgerandet. Es geht nahtlos, aber mit einem kleinen Absatz in den Epiprokt über. Dieser ist dreieckig, mit gerundeten Seiten, spitz endend. — Die Cerci sind konisch, ungefähr doppelt so lang wie an der Basis breit. Die Subgenitalplatte ist breit, am Hinterrand in der Mitte mehr oder weniger tief ausgerandet. Der Ovipositor ist gerade oder wenig gekrümmt, schlank.

Farbe : Die Grundfarbe variiert von Population zu Population, in gewissen Grenzen auch innerhalb ein und derselben Population: Das Abdomen kann auf der Oberseite einfarbig oder durch drei Reihen kleinerer oder grösserer, meist dreieckiger dunkler Flecken geziert sein. Sie stehen an der Basis der Tergite und können fehlen oder so klein sein, dass sie nur sichtbar sind, wenn das Abdomen abnormal gedehnt ist.

3.2 **E. terrestris terrestris** (Yersin, 1854)

Yersin, A. 1854. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.* 4: 63.

Typen:

Muséum d'histoire naturelle, Genève. — Locus typicus: Fréjus, Grasse (Provence).
Das als „Type" bezeichnete ♂ trägt zwei Fundortzettel mit sich widersprechenden Angaben: „Grasse" und „Hyères, France, coll. Yersin". Nach der Originalbeschreibung muss angenommen werden, dass Grasse der locus typicus ist; doch liegt auch Hyères, etwas weiter südwestlich, im Küstenstreifen der Provence. Ein zweites ♂ (Paratypus) stammt aus Fréjus, das einzige ♀ aus Grasse.
Alle drei Typen befinden sich in schlechtem Zustand. Sie sind geschrumpft, Die Farbe ist kaum mehr zu erkennen, Antennen und Beine fehlen oder sind defekt. Von den beiden ♂ liegen Kanadabalsampräparate der Titillatoren vor (von mir 1960 hergestellt).

Untersuchtes Material:

Typen und coll. Nadig: Draguignan — Ampus — Châteaudouble, 600—700 m; Bagnols, 300 m; Callian, 300 m; Col de Vence, S-Seite, 750 m; Broc, 400 m; Cannes; Nice, Grande Corniche, 450 m; Menton, Col de Castillon, S-Seite, 500 m.

Neubeschreibung:

Kopf: Fastigium verticis (Fig. 2) kompress, aber vorn nicht nasenartig vorspringend, breit oder fast dreieckig.

Thorax : Einkerbung am Pronotumhinterrand rel. tief, der Hinterrand seitlich davon deutlich konvex. Campus medianus (CM) in der Regel weniger fein skulpturiert als bei *t.b.* und seitlich weniger scharf begrenzt. Die Calli verrucosi (CV) treten meist weniger

markant hervor als bei *t.b.* MET besonders beim ♂ in der Längsrichtung stärker gewölbt und hinten stärker erweitert als bei *t.b.* DI der MET gröber gerunzelt. MK meist nur gegen den Hinterrand, verschwommen zu sehen. SK nur vorn (unmittelbar hinter den TU) vorhanden. Unterrand der PA über und etwas hinter der Stigmenöffnung deutlich eingebuchtet.

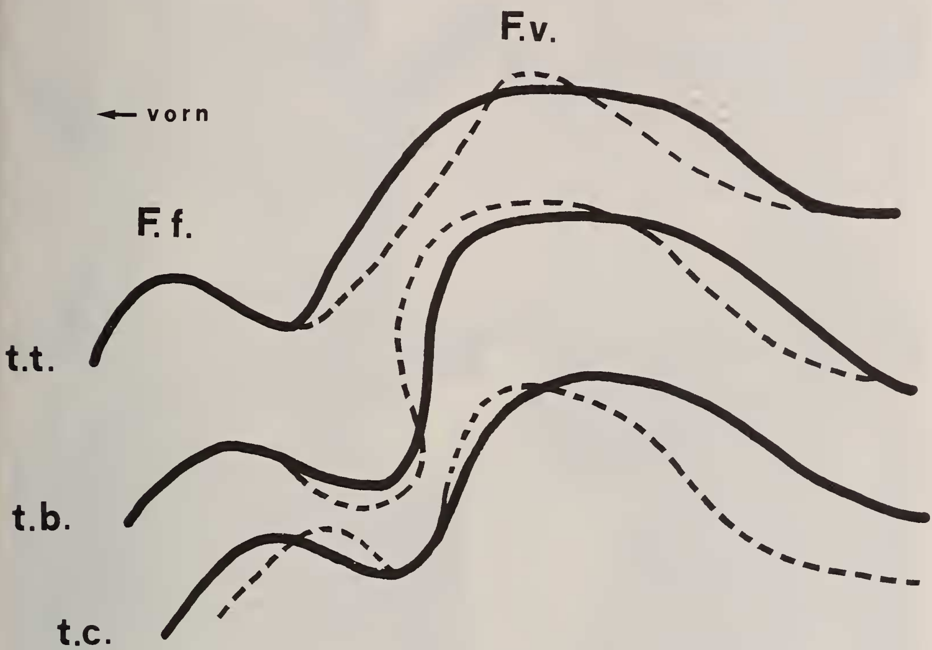


FIG. 2.

Fastigium verticis (F.v.) und *Fastigium frontis* (F.f.) im Profil von links (linke Antenne entfernt). — Gestrichelte Linie: Variationsbreite. Die Fig. zeigt, dass das Fastgium verticis bei allen 3 Unterarten ähnlich ist (stark vorstehend), dass seine Gestalt zwar variiert, dass es aber nur bei *t.b.* vorn fast senkrecht abfällt oder „nasenartig" vorspringt.

Abdomen:

♂: schmal-oval. — EP: Die Fortsätze sind bei lebenden Tieren lang. dreieckig (Fig. 12, 13), sie liegen auf der gleichen Ebene wie der mittlere Teil des EP (vergl. S. 481).[1] — Cerci (Fig. 12, 13; Taf. I: 1—6): Basis, vor allem aussen stark, fast wulstig erweitert; Aussenrand dementsprechend konkav; Innenrand meist gerade oder leicht konvex; Apex stets etwas nach aussen gebogen. — Titillatoren: AT in der Regel rel. breit (Prop. * a : c = 1 : (7) 8,5—10,5) (Taf. II: 1—5). Nur bei einem ♂ aus Cannes (Museo, Genova) sind die AT viel schlanker, *t.b.* — ähnlich (a : c = 1 : 13) (Taf. II: 6). Die Zahl der Dornen variiert ausserordentlich stark: 7—23 (42!); oft stehen einzelne Dornen oder

[1] YERSINS Fig. 3*a* und seine Beschreibung « La lame sur-anale du mâle assez large, déprimée au milieu, se prolonge à son bord postérieur en un lobe triangulaire marqué dans son milieu d'un sillon longitudinal assez profond » bezieht sich auf den durch Schrumpfung stark deformierten Holotypus (vergl. Fig. 9).

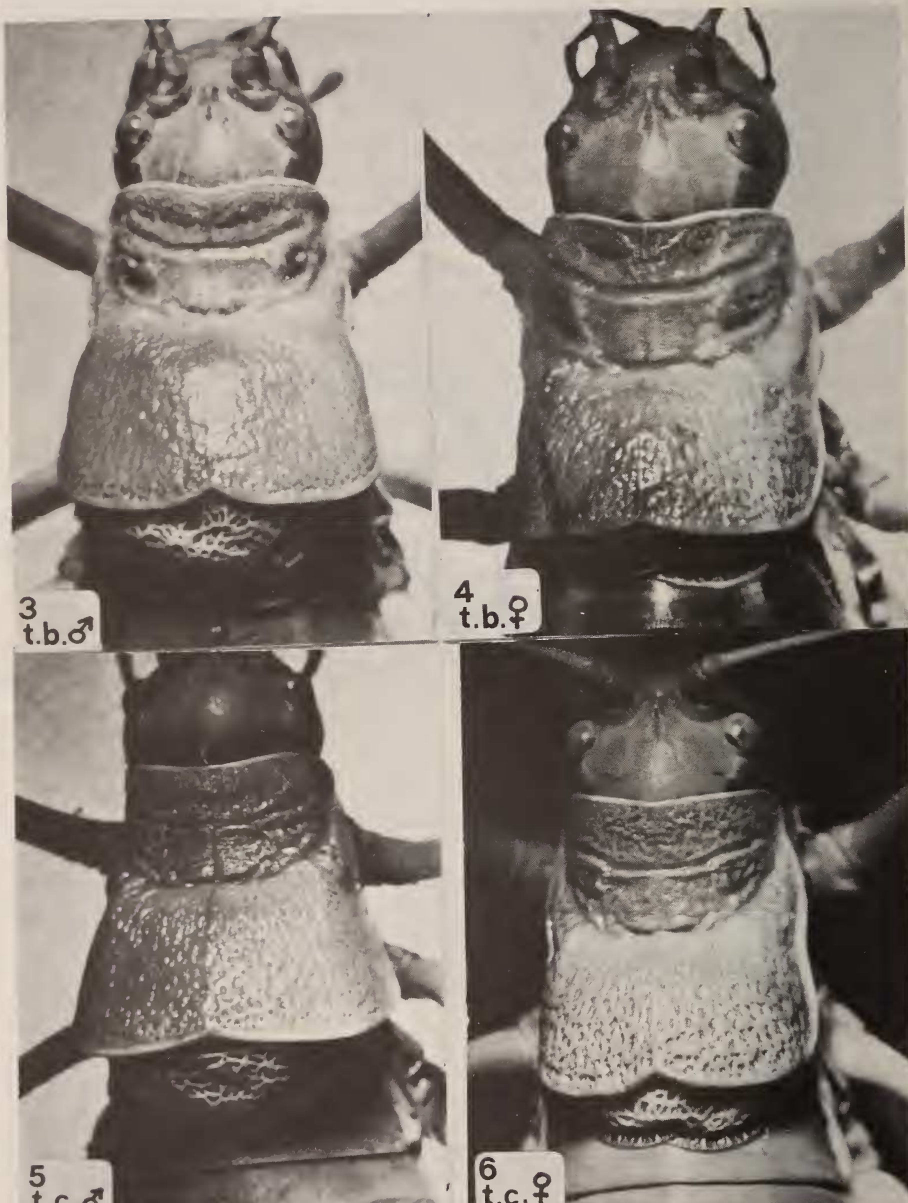


FIG. 3—6.

Kopf und Pronotum von oben.

♂: Bei *t.b.* (3) ist der CM der MES glatter, die CV treten (dunkel gefärbt) markanter hervor, die MET ist glänzender und am Vorderrand (zwischen den beiden TU) breiter, gewölbter, am Hinterrand schmaler als bei *t.c.* (5); bei diesem ist die MET hinten deutlich erweitert.

♀: Bei *t.b.* (4) sind der CM und der Diskus der MET glänzender, weniger grob gerunzelt als bei *t.c.* (6); der Einschnitt am Hinterrand des Pronotums ist bei *t.c.* tiefer.

Fundorte: 3: Croce di Muggio; 4: V. dell'Arma; 5: Cla San Bernardo; 6: M. Bignone (Paratypus).

Dornengruppen auf der medianen (Fig. 2—5), seltener auf der lateralen Fläche (Fig. 5) der AT. Die Schenkel der BT sind schräg nach hinten gebogen und reichen mit ihrem Ende wenig über die Mitte der AT hinaus (Prop. * c: d = 1: 0,6—0,7 (0,8)) (Fig. 20).

♀: oval. — EP: dreieckig, mit gerundeten Seiten, spitz endend [1] (Fig. 27). — Subgenitalplatte rel. breit und tief aussgerandet (Fig. 33). — Ovipositor 3—3½ mal so lang wie das Pronotum und ca um die Hälfte länger als die Postfemora (Prop: pron.: ovip. = 1: (2,9) 3,1—3,5 (3,6) und fe. po.: ovip. = 1: (1,3) 1,4—1,5 (1,7), an der Basis leicht gekrümmt (Fig. 30), verläuft dann aber gerade bis zur Spitze.

Farbe: Häufig braun oder beige mit rötlichem oder grünlichem Schimmer (Yersin: „d'un brun rosé ou couleur de cuir avec des reflets verts"), doch kommen auch einfarbig blassgrün gefärbte Tiere vor. Schwarze Flecken fehlen oder undeutlich. Oft lassen sie sich nur bei gedehntem Abdomen an der Basis der Tergite erkennen. Innerhalb der gleichen Population variiert die Farbe in der Regel nur wenig.

Körpermasse:

	♂	♀
long. corp.	26,0—34,5	(27,0) 30,0—35,0
pron.	7,5— 9,0	7,1— 8,9
fe. po.	17,0—20,0	18,0—21,2
ovip.	—	(25,2) 26,0—28,5

E. terrestris terrestris forma minor (Azam, 1892)

Untersuchtes Material:

Coll. Nadig: Col de Maure, 1346 m, 37 ♂, 13 ♀, 6 La.; Verdaches, 1100 m, 9 ♂; Col du Fanget, 1600 m, 7 ♂, 3 ♀; Tête grosse, 1700-1750 m, 6 ♂, 4 ♀; Col de la Cayolle, S-Seite, 2000-2100 m, 2 ♂, 3 ♀, 2 La.; Esteng, 1670 m, 8 ♂, 7 ♀, 1 La.; St. Martin d'Entraunes, 1009 m, 1 ♀, 1 La. — coll. Dreux: Col de Lauteret, près Lus la Croix Haute, 1650 m, 2 ♂, 1 ♀; Nouvelle cabane Chine, 1 km E, 1700 m, 1 ♂, 2 ♀, 1 La.; Col de Maure, près Seyne les Alpes, 1347 m, 2 ♀; Col de la Cine, 1510 m, 2 ♂, 4 ♀; Esteng, 3 km S, 1500 m, 4 ♂, 2 ♀, 2 La.; La Colle St. Michel, 1450 m, 1 ♂, 3 ♀, 2 La..

Die forma *minor* stimmt in allen wesentlichen Merkmalen mit Ausnahme der Grösse mit der Nominat-Unterart überein:

	♂	♀
long. corp.	(18,0) 20,0—26,0 (27,0)	20,0—24,0 (26,0)
pron.	6,5— 7,7	(6,2) 6,4— 7,2
fe. po.	13,5—15,0	14,2—15,1
ovip.	—	21,0—24,0 (24,9)

Die forma *minor* ist eine kleinere Bergform von *t.t.*,

[1] Yersins fig. 7a und seine Beschreibung: « La lame sur-anale de la femelle est brusquement réfléchie à angle droit en une paroi verticale un peu concave » beruht darauf, dass beim einzigen ♀, das ihm vorlag, die distale Hälfte des Analtergits, die nahtlos in den EP übergeht, durch Schrumpfung fast rechtwinklig nach unten umgebogen ist.

3.3 **E. terrestris bormansi** (Brunner von Wattenwyl, 1882)

Prodromus der europäischen Orthopteren, S. 393. — Neubeschreibung: NADIG, A. 1960, *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 33: 27.

TYPEN: ? (fehlen im Naturhistorischen Museum in Wien).

Locus typicus: Madonna (= Sta. Maria) del Monte über Varese, ca 1100—1200 m.
Syn.: *E. borelli* Griffini, 1892, *E. pliniana* Fruhstorfer, 1921.

UNTERSUCHTES MATERIAL:

A. Insubrische Region: coll. Nadig: Varese, Sta. Maria del Monte — Monte Tre Croci, 1100—1200 m, locus typicus, 12 ♂, 9 ♀; M. Lema, TI, 1600 m, 6 ♂, 8 ♀; M. Generoso, TI, 1200 m, 1 ♀; M. Bre — M. Boglia, TI, (900) 1000—1516 m, 27 ♂, 23 ♀, 5 La.; M. Bar, V. di Colla, TI, 1200—1300 m, 14 ♂, 11 ♀; V. Morobbia, Melera-Melirolo, TI, 950-1150 m, 12 ♂, 14 ♀; Denti della Vecchia, TI, 1260—1450 m, 2 ♂, 4 ♀, 1 La.; M. Gradiccioli, TI, 1300—1500 m, 2 ♂; M. Tamaro, TI, 1600—1960 m, 3 ♂, 2 ♀; Eupilio, M. Cornizzolo, I, 850—1000 m, 3 ♂, 7♀; M. Grona, Lago di Como, 950—1736 m, 4 ♂, 1 ♀, 3 La.; V. Sanagra, I, 1050—1350 m, 22 ♂, 14 ♀; V. del Confine, Cortafongrat, I. 1160—1600 m, 21 ♂, 17 ♀; Montemezzo, Gera, Lago di Como, 1140—1240 m, 6 ♂, 5 ♀; Resegone, Lecco, I, 1350 m, 2 ♀; Grigna merid., I, 1500 m, 5 ♂; M. Croce di Muggio, Bellano, Lago di Como, 1200 m, 2 ♂, 1 ♀. coll. Museo Genova: M. Campo dei Fiori, leg. Domenichini, det. CAPRA, 1 ♂,

B. Cottische Alpen (Piemonte): coll. Nadig: V. Chisone, Usseaux, 1350—1600 m, 4 ♂, 4 ♀; V. Pellice, 1380 m, 1 ♂, 1 ♀; V. Grana — V. dell'Arma — C.d. Mulo, I, 1300—1650 m, 5 ♂, 6 ♀. coll. Museo Genova: Usseaux, leg. Alzona, det. Capra, 1100 m, 1 ♂, 1400 m, 1 ♀; Col del Mulo, leg. Rossi, det. Capra, 1 ♂.

ERGÄNZENDE BESCHREIBUNG (vergl. NADIG 1960):

Die folgende Beschreibung bezieht sich auf Material der Insubrischen Region (terra typica). Hinweise auf das Material der Cottischen Alpen: vergl. S. 487.

Kopf: Fastigium verticis (Fig. 2) stark kompress, fast lamellenartig, am Vorderrand oft nasenartig vorspringend.

Thorax (Fig. 3, 4): Einkerbung am Hinterrand des Pronotums bes. beim ♀ in der Regel weniger tief als bei *t.t.* und *t.c.* Campus medianus (CM) scharf begrenzt, glatt, glänzend (BRUNNER: „disco inter binos sulcos toto laevi"); die häufig dunkel gefärbten CV treten deutlich hervor. Wie bei den beiden anderen Unterarten ist das Pronotum hinten ungefähr um die Hälfte breiter als am Vorderrand *; wenn es auch beim ♂ schmaler, parallelseitig erscheint, dann deshalb, weil die TU, buckelig gewölbt, rel. stark vorstehen, die MET somit an ihrem Vorderrand rel. breit ist (vergl. Fig. 3 und 5) (BRUNNER: „parte posteriore haud compressa"). In der Längsrichtung ist das Pronotum dagegen flacher als bei *t.t.* und *t.c.* (vergl. NADIG 1960, Fig. 1). MET leicht gerunzelt, glatt und glänzend (BRUNNER: „unterscheidet sich von *terrestris* durch das viel glattere Pronotum"). MK und SK höchstens angedeutet. Der untere Rand der PA ist — im Gegensatz zur Feststellung BRUNNERS: „margine inferiore toto recto" hinter der Stigmenöffnung leicht eingebuchtet.

Abdomen:

♂: schlank, fast parallelseitig, in der Mitte kaum erweitert. — EP (Fig. 14, 15): Die Fortsätze sind bei lebenden Tieren dreieckig, meist etwas kürzer als bei *t.t.*. Sie liegen auf der gleichen Ebene wie der mittlere Teil des EP (vergl. S. 481) [1]. — Cerci (Fig. 14, 15; Taf. I: 7—18) lang und schlank. Basis aussen kaum erweitert; Aussenrand gerade, Innenrand konkav; Apex leicht nach innen gebogen, selten gerade nach hinten gerichtet.

Titillatoren (Fig. 21 und Taf. II: 7—12): Die AT sind schlanker, zierlicher als bei *t.t.* und *t.c.*; sie sind am Ende meist abgerundet und in einen horizontal stehenden Dorn ausgezogen (Prop. * a: c = 1: (10,5) 12,0—15,0). Die Dornen stehen fast immer in einer Reihe und weniger dicht als bei *t.t.* und *t.c.*; nur selten sind einzelne Dornen (meist gegen die Basis der AT hin) auf die mediane oder laterale Fläche verschoben. Die Schenkel der BT sind schräg nach hinten gerichtet, s t e t s k ü r z e r als bei *t.t.* und bes. *t.c.*: in der Regel reichen sie bis zur Mitte der AT, manchmal sind sie kürzer, selten etwas länger (c: d = 1: 0,4—0,6 (0,7)) (Fig. 21).

♀: Abdomen schlank, fast parallelseitig. — EP: wie bei *t.t.* und *t.c.* dreieckig, mit gerundeten Seiten, zugespitzt. — Subgenitalplatte (Fig. 34): breit, nur flach ausgerandet [2]. — Ovipositor (Fig. 31): schmal, fast gerade, 3½—4 mal so lang wie das Pronotum und 1,5—1,7 mal so lang wie die Postfemora (Prop.*: pron.: ovip. = 1: (3,0) 3,2—4,0 und fe.po.:ovip. = 1: (1,3) 1,4—1,7) [3].

Farbe: Die Farbe der Oberseite variiert von beige oder gelbgrün über tannen-olivgrün bis sepiabraun. Am Kopf und Pronotum oft ein eigentümlicher Seidenglanz. Besonders im Spätherbst treten vereinzelt Individuen (bes. ♀) auf, die am Pronotum und an der Basis der Tergite karminrot oder violett gefärbt sind. (Nadig 1960), S. 33) [4] — Schwarze Fleckenzeichnung auf den Tergiten stets vorhanden. Die Grösse der Flecken variiert: sie können klein sein; vor allem die lateralen Flecken können aber auch verlängert sein und zu einem fast zusammenhängenden dunklen Band verschmelzen. Der Innenrand der lateralen Fleckenreihen wird oft durch ein mehr oder weniger kräftiges gelbes Band gesäumt.

Körpermasse:

	♂	♀
long. corp.	20,0—25,0	(19,0) 20,0—26,0
pron.	5,0— 7,1	(5,0) 6,0— 7,0
fe. po.	12,0—14,1	(13,0) 14,0—15,5
ovip.	—	(18,0) 20,0—25,0

Die vielleicht durch eine Verbreitungslücke (vergl. S. 503) von der terra typica getrennten Populationen der V. Chisone, V. Pellice, V. Grana — V. dell'Arma, aber auch die bei Viozene im obersten Tanaro-Tal gesammelten Tiere stimmen in ihrem Habi-

[1] Brunners Beschreibung (S. 393): „Lamina supraanalis rotundata" bezieht sich auf getrocknetes Sammlungsmaterial mit geschlossenen Cerci (vergl. Nadig 1960, Fussnote, S. 38).

[2] Brunners Feststellung (S. 393): « nec emarginata nec incrassata » stimmt in bezug auf die Ausrandung nicht. Bei allen mir vorliegenden ♀ ist die Subgenitalplatte am Hinterrand deutlich, wenn auch weniger tief ausgerandet als bei *t.t.* und *t.c.*

[3] Wenn im Sinn Brunners die Länge des Ovipositors von der Basis des Ventralvalven bis zur Spitze gemessen wird, ergeben sich für diese Proportionen höhere Werte, für die Prop.: pron.: ovip. Werte von 3, 4—4, 3!

[4] Brunners Feststellung (S. 393): „colore violaceo" ist in dieser verallgemeinernden Form nicht zutreffend und dürfte dazu beigetragen haben, dass diese Art mit anderen verwechselt wurde.

tus und allen wesentlichen morphologischen Merkmalen weitgehend mit topotypischen Individuen der Insubrischen Retion überein. Die Apikalteile der Titillatoren sind besonders schlank: Die für die Proportion a: c * ermittelten Werte liegen mit 1: 12,0—14,9 an der obersten Grenze der Variationsbreite dieses Merkmals bei *t.b.*, erheblich höher als die entsprechenden Werte bei den Hybrid-Populationen der Alpes Maritimes (S. 499).

3.4 **E. terrestris caprai** ssp. n.

TYPEN:

Holotypus (♂) und Allotypus (♀) sowie Paratypen (17 ♂, 10 ♀, 2 La): I, San Remo, Mte. Bignone, 1100—1299 m, 19.8.77, in coll. Nadig.

UNTERSUCHTES MATERIAL:

— leg. et coll. Nadig: Typen, sowie: M. Ceppo, 1450—1627 m, 19.8.77 2 ♂; Cla San Bernardo (E Mónesi), 1300 m, 28.9.78, 7 ♂, 6 ♀; Cle. Caprauna, 1350—1400 m, 28.9.78, 5 ♂, 10 ♀; Cle. Scravaion, 800 m, 29.8.78, 5 ♂, 6 ♀; M. Carmo (SE Bardineto), 1000—1100 m, 29.9.78, 1 ♂, 1 ♀; Melogno-Pian d. Corsi, 1050 m, 29.9.78, 1 ♀.

— Coll. Museo Civico di Storia Naturale, Genova: Alto, V. Pennavaira, 680 m [1], 28.9.63, leg. E. Biancheri, coll. F. Capra, 2 ♂, 1 ♀; M. Armetta, Colla Bassa, 1500 m, V. Pennavaira, 3.10.54, leg. et coll. F. Capra, 1 ♂; V. Pennavaira: tra Caprauna e Cap. Mad. Guarneri, 1000—1200 m, 3.10.54, leg. et coll. F. Capra, 1 ♂, 1 ♀; Cle. del Melogno, 9.9.62, leg. Biancheri, coll. F. Capra, 1 ♂; Cle. del Melogno, Costone E B. Tartagna, 1050—1100 m, 19.9.53, leg. et coll. F. Capra, 1 ♀.

BESCHREIBUNG:

Kopf: Fastigium verticis (Fig. 2) kompress, aber vorn nicht nasenartig vorspringend.

Thorax (Fig. 5, 6): Einkerbung am Pronotumhinterrand in der Regel tief; der Hinterrand seitlich davon konvex. CM ähnlich wie bei *t.t.*, meist gröber quergestreift als bei *t.b.* Die CV treten — ähnlich wie bei *t.t.* — meist weniger markant hervor als bei *t.b.*. Auch die MET ist — wie bei *t.t.* — in der Längsrichtung rel. stark gewölbt und gegen den Hinterrand bes. beim ♂ deutlich erweitert (vergl. Fig. 3 und 5). Skulptur auf dem DI gröber als bei *t.b.*. MK bes. gegen den Hinterrand etwas deutlicher als bei *t.b.*. SK nur vorn (hinter den TU) deutlich. Unterer Rand der PA rel. tief ausgerandet.

Abdomen:

♂: langgestreckt, aber oval, vor der Mitte erweitert. — EP: Der Hinterrand kann abgestutzt (Fig. 16, 17), leicht ausgerandet (Fig. 18) oder leicht vorgezogen (Fig. 19) sein. Seine „Hinterecken“ sind nicht dreieckig vorgezogen, sondern gerundet [2] (Fig. 16, 17, 19). Wenn die Cerci sich gegeneinander neigen, verdecken sie die weniger sklerotisierten „Hinterecken“ (Fig. 9).

[1] Diese Höhenangabe ist fragwürdig. Der tiefste Fundort, an dem ich *t.c.* feststellen konnte, liegt am Cle. Scravaion bei 800 m; in der Umgebung von Alto in mediterraner Vegetation suchte ich die Art vergebens.

[2] Bei zwei der mir vorliegenden ♂ sind die „Hinterecken“ etwas vorgezogen — viel weniger als bei *t.t.* und *t.b.* ! (Fig. 18).

Cerci (Fig. 7—9, 16—19; Taf. I: 19—23): ähnlich wie bei *t.t.*: Basis, vor allem aussen erweitert; Aussenrand k o n k a v, Innenrand gerade oder leicht konvex; Apex nach aussen gebogen [1] — Subgenitalplatte: Fig. 10, 11, 29.

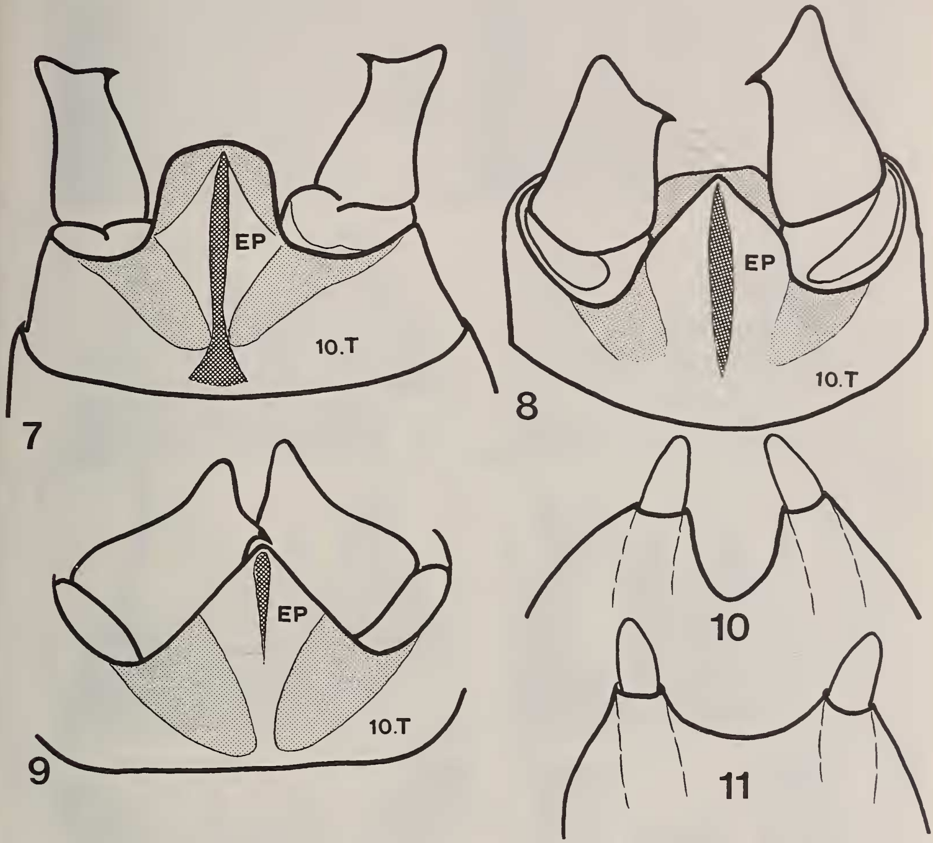


FIG. 7—11.

E. terrestris caprai ssp. n. ♂.

7—9: Hinterleibsende von oben. — Fein schwarz punktiert: schwächer sklerotisierte Teile des Analtergits (10.T) und des Epiprokts (EP); weiss punktiert auf dunklem Grund: Längsfurche. — Der EP ist fast quadratisch, seine „Hinterecken" sind gerundet, nicht vorgezogen. Die Cerci sind an der Basis aussen erweitert, ihr Aussenrand ist konkav, der Cercusapex leicht nach aussen gebogen (in Fig. 8 rechts, nicht deutlich sichtbar, da Cercus perspektivisch verkürzt). Wenn die Cerci sich schliessen, verdecken sie die weniger sklerotisierten „Hinterecken" des EP teilweise (Fig. 8) oder ganz (Fig. 9). In diesem Fall scheint der EP dreieckig zu sein. (Vergl. Photos Fig. 12—19.) FIG. 10—11: Subgenitalplatte und Styli von unten. — Die Breite und Tiefe der Ausrandung der Subgenitalplatte sind je nach Schrumpfungsgrad getrockneter Tiere verschieden, variieren aber auch bei frischem Material.

Fundorte: 7, 8, 10, 11: M. Bignone (7 und 10: Holotypus; 8 und 11: Paratypen); 9: V. Pennavaira, Alto (Museo Genova).

---

[1] nur bei einem ♂ (vom locus typicus) sind die Cerci an der Basis kaum erweitert und der Aussenrand verläuft fast gerade (also ähnlich wie bei *t.b.*); doch ist auch bei diesem ♂ der Cercusapex leicht nach aussen gebogen.

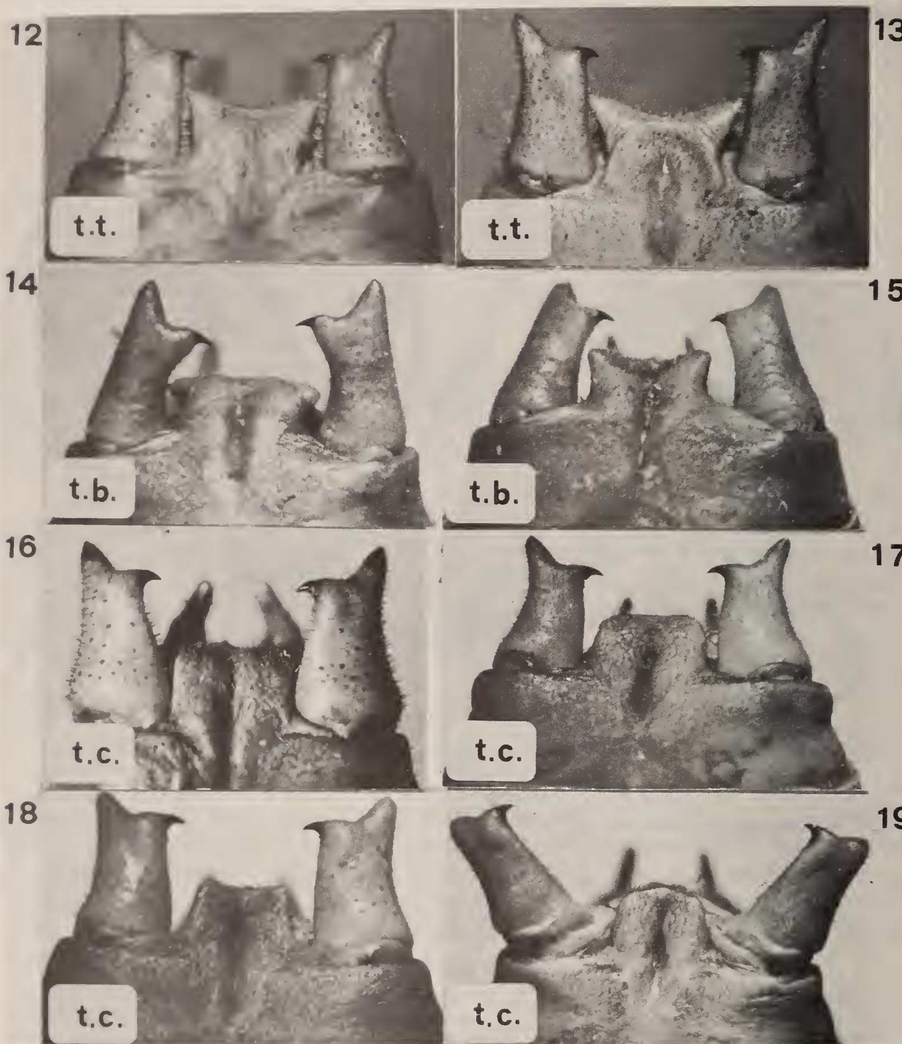


FIG. 12—19.

Hinterleibsende des ♂ von oben (alle Aufnahmen an narkotisierten Tieren). Epiprokt: Bei *t.t.* (12, 13) und *t.b.* (14, 15) sind die „Hinterecken" in je einen dreieckigen, mehr oder weniger langen Lappen ausgezogen, der beim lebenden Tier auf gleicher Höhe liegt, wie der mittlere, stärker sklerotisierte Teil des EP; auf den vorliegenden Photos sind diese Lappen bei *t.t.* länger als bei *t.b.* Das ist nicht immer der Fall. — Bei *t.c.* (16—19) sind die „Hinterecken" gerundet oder kaum merkbar verlängert (18).

Cerci: Bei *t.t.* und *t.c.* an der Basis, aussen erweitert, Aussenrand konkav, Apex nach aussen gebogen; bei *t.b.* Basis aussen kaum erweitert, Aussenrand fast gerade, Apex nach innen gebogen oder gerade (vergl. Fig. 7—9).

Fundorte: 12 und 13: Châteaudouble; 14: Croce di Muggio; 15: Viozene; 16: M. Bignone (Holotypus); 17: Cle. Scravaion; 18: Cla San Bernardo; 19: Cle. Caprauna.

Titillatoren: Die AT sind kurz und breit, kürzer und breiter als bei *t.t.* und bes. *t.b.* (Prop.* a: c = 1: (6,1) 6,5—8,5 (9,3)). Gegen den Apex hin verjüngen sich die AT; sie enden nicht gerundet wie bei *t.b.*, sondern meist spitz. Bei einzelnen ♂ sind sie in der Mitte am breitesten (Taf. II: 14). Das Verhältnis der Länge des distalen Teiles der AT (b) zur Gesamtlänge (c) schwankt zwischen 1: 1,3—1,5 (1,6). Der proximale Teil der AT

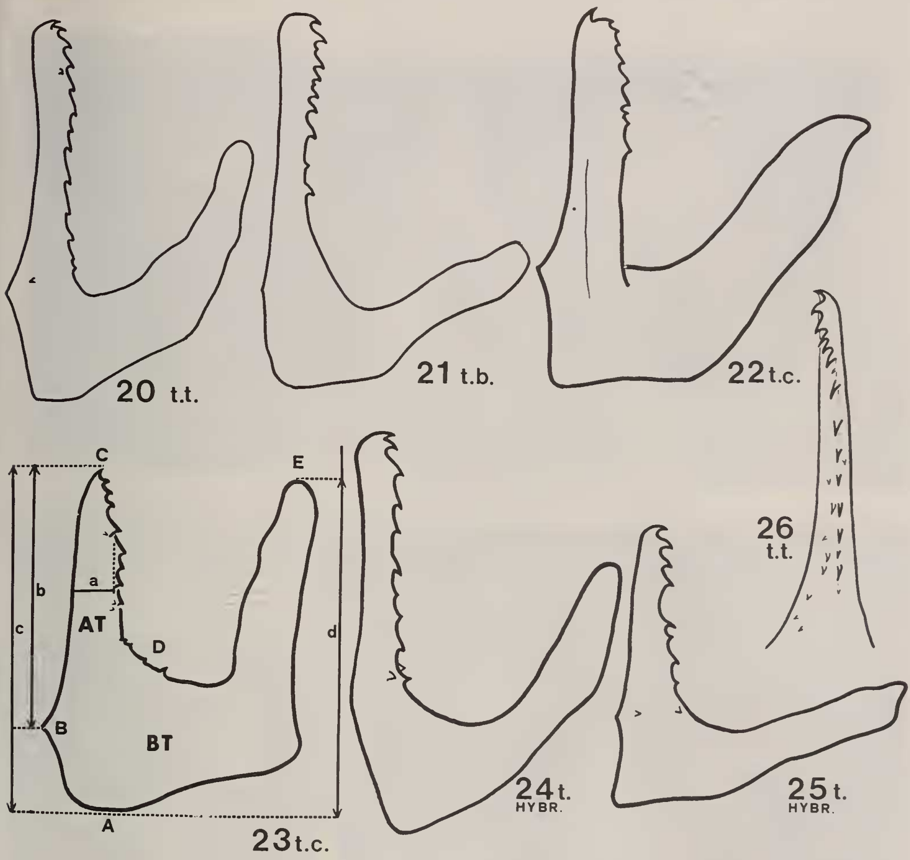


Fig. 20—26.

20—25: Linker Titillator von oben und etwas von innen. — Variationsbreite der Apikalteile (AT) vergl. Tafel II (S. 508). — Die Basalteile (BT) variieren in ihrer Länge zwar innerhalb gewisser Grenzen (vergl. Text) individuell, ermöglichen aber eine Unterscheidung der Unterarten: sie reichen bei *t.b.* kaum bis zur Mitte der AT (21), bei *t.t.* bis zur oder etwas über die Mitte (20); bei *t.c.* sind sie am längsten und erreichen bei einzelnen Individuen (23) fast die Länge der AT (vergl. synoptische Tabelle, S. 496). Bei *Hybrid*-Populationen (Hybr.) kommen alle Übergänge zwischen *t.t.* und *t.b.* vor, doch erreichen die BT bei keinem Individuum die gleiche Länge wie bei t.c. (24, 25). Bedeutung der Buchstaben in Fig. 23 vergl. Text, S. 479.

26: AT eines Titillators von oben, aussen. — Die Fig. zeigt, dass die an der Schmalseite angeordnete Dornenreihe leicht S-förmit gebogen und sich gegen die Basis hin gabeln kann (vergl. Text S. 482).

Fundorte: 20: Nice, Grande Corniche; 21: Croce di Muggio; 22: M. Bignone (Holotypus); 23: Cla San Bernardo; 24: Col de Turini; 25: Aution; 26: Col du Maure.

(der mit der Basis A—B der BT zusammenfällt) ist somit rel. breit. Zahl der Dornen an einem AT: 7—20. Die Länge der Dornenreihe variiert beträchtlich: sie kann nur bis zur Mitte (Taf. II: 15) oder bis zur Basis (Taf. II: 17—19) des Aussenrandes der AT reichen. Häufig sind einzelne Dornen oder Dornengruppen auf die mediane Fläche der AT verschoben (Taf. II: 13—15, 17). Die Schenkel der BT sind auffallend lang: sie reichen bis über die Mitte der AT hinaus, oft sind sie fast gleich lang wie diese. Die Titillatoren haben dann fast U-förmige Gestalt. (c: d* = 1: (0,7)) 0,8—0,9 (0,95) (Fig. 22, 23).

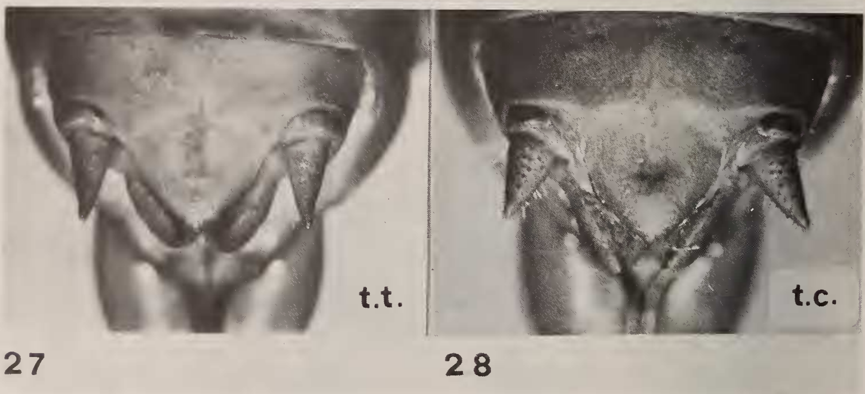


FIG. 27 und 28.

Hinterleibsende des ♀ von oben mit Epiprokt, Paraprokten und Cerci. — Zwischen *t.t.* und *t.c.* (das gleiche gilt für *t.b.* !) ist kaum ein Unterschied vorhanden. Fundorte: 27: Châteaudouble; 28: M. Bignone (Allotypus).

♀: ähnlich wie beim ♂. — EP: wie bei *t.t.* und *t.b.* (Fig. 28). — Subgenitalplatte: breit, fast halbkreisförmig ausgerandet (Fig. 35). — Ovipositor (Fig. 32): schmal, wenig gebogen, seine Länge variiert; etwa 3—3½ mal so lang wie das Pronotum in der Mitte und 1,2—1,5 mal so lang wie die Postfemora (Prop.: pron.: ovip.* = 1: 2,8—3,4 (3,6) und fe. po.: ovip. = 1: (1,2) 1,3—1,5 (1,6)). Bei einem ♀ von Cla San Bernardo ist der Ovipositor 3,9 mal so lang wie das Pronotum, doch ist bei diesem Tier das Pronotum im Vergleich zur Gesamtkörperlänge abnormal kurz.



FIG. 29.

Hinterleibsende des ♂ von *t.c.* von unten: Subgenitalplatte und Cerci. — Der distale Teil der Cerci ist perspektivisch verkürzt. Deutlich: der kräftige, gebogene Inenzahn, dessen Länge und Krümmung variieren. Fundort: M. Ceppo.

Farbe: bei topotypischen Individuen des M. Bignone ganze Oberseite und die Paranota grasgrün; nur der Hinterrand des Pronotums leicht rostrot verfärbt. Schwarze Flecken fehlen auf dem Pronotum und Abdomen. Stirn, Pleuren und Sternite sind gelbgrün, die Flankenhaut am Abdomen leuchtend hellchromgelb gefärbt. In anderen Populationen der ligurischen Alpen fand ich — meist vereinzelt — Individuen, die oben blassgrün, olivgrün oder (nur 1 ♂ und 1 ♀) beige gefärbt sind. Die dunkle Fleckenzeich-

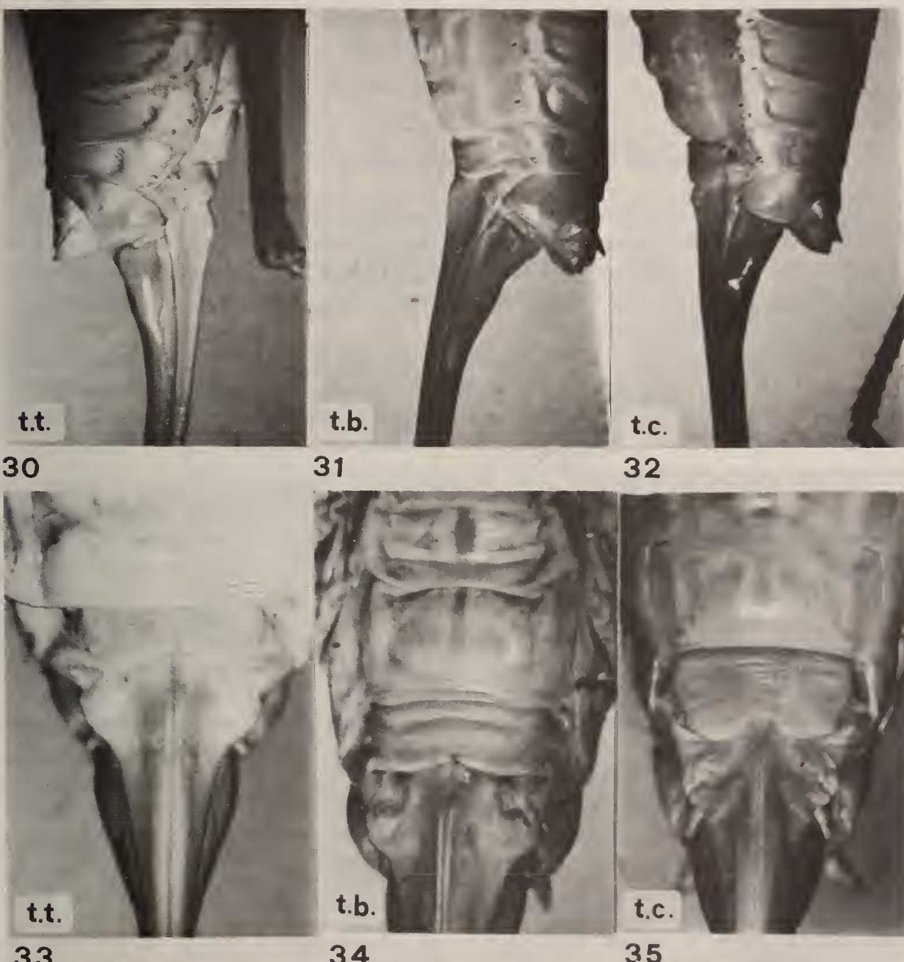


FIG. 30—35.

Subgenitalplatte und Basis des Ovipositors von der Seite und von unten (alle Aufnahmen an narkotisierten Tieren).

Die Unterschiede zwischen den drei Unterarten sind gering. Tiefe und Breite der Ausrandung am Hinterrand der Subgenitalplatte variieren individuell; stets ist diese aber bei *t.b.* (34) flacher als bei *t.t.* (33) und *t.c.* (35). Die neue ssp. *(t.c.)* steht in dieser Hinsicht *t.t.* näher als *t.b.*

Fundorte: 30 und 33: Châteaudouble; 31: Viozene; 32 und 35: M. Bignone (Paratypus); 34: V. dell'Arma.

nung auf dem Abdomen fehlt entweder vollständig, oder die Flecken sind meist so klein, dass sie nur bei gedehntem Abdomen sichtbar werden.

Körpermasse :	♂	♀
long. corp.	(22,0) 24,0—29,0	24,0—30,0
pron.	6,8— 7,8	6,5— 8,0
fe. po.	14,5—16,5	15,2—18,0
ovip.	—	(19,9) 21,0—24,5 (27,0)

4. DIFFERENTIALDIAGNOSEN

4.1 Unterschiede zwischen den drei Unterarten von *E. terrestris*

Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale sind auf der folgenden Tabelle synoptisch dargestellt. Die Tabelle bezieht sich auf die Typen (soweit vorhanden) und topotypisches Material. Die Variationsbreite wird berücksichtigt; nicht berücksichtigt werden dagegen Populationen, die ich als Hybrid-Populationen anspreche. Sie werden gesondert in Kapitel 5 (S. 498) behandelt.

Die Tabelle zeigt, dass die Zahl der Differentialmerkmale klein ist und dass manche davon stark variieren. Die drei zur Diskussion stehenden Formen stehen einander offensichtlich nahe — so nahe, dass eine Aufteilung in drei selbständige Arten nicht gerechtfertigt erscheint.

In ökologischer Hinsicht ist die Feststellung interessant, dass *t.t.* (vorausgesetzt, dass die fa. *minor* miteinbezogen wird) anpassungsfähiger (euryöker) ist als die beiden anderen Unterarten, findet er doch von der Meeresküste bis zu Höhen von 2100 m ausreichende Lebensbedingungen, während *t.c.* und mehr noch *t.b.* ausgesprochene Gebirgstiere sind, die in der Regel erst auf Höhen über ca 1000 m auftreten.

In morphologischer Hinsicht gleicht *t.c.* in 13 Merkmalen (in der Tabelle schwarz umrandet), also in der Mehrzahl der Differentialmerkmale mehr *t.t.* als *t.b.*. Man könnte daraus schliessen, die neue ssp. stehe *t.t.* näher als *t.b.* und näher als diese *t.t.*. Man darf aber nicht übersehen, dass gerade diese Merkmale z.T. variabel sind und dass *t.c.* sich in zwei taxonomisch wichtigen Merkmalen: in der Gestalt des Epiprokts und der Titillatoren des ♂ sowohl von *t.b.* als auch von *t.t.* deutlich unterscheidet. In bezug auf diese beiden Merkmale stehen sich *t.b.* und *t.t.* näher (in der Tabelle durch Sterne gekennzeichnet). Fig. 36, in der die Proportionen a: c und c: d in Form eines Scatterdiagramms wiedergegeben sind, zeigt, dass in bezug auf die Gestalt der Titillatoren *t.b.* und *t.c.* sich deutlich unterscheiden, dass *t.t.* eine Zwischenstellung einnimmt, aber engere Beziehungen zu *t.b.* aufweist, als zu *t.c.*.

4.2 Unterschiede zu anderen *Ephippiger*-Arten

Die Unterscheidung einzelner ♀ mancher *Ephippiger*-Arten ist schwierig, vor allem, weil ein Merkmal, dem taxonomische Bedeutung beigemessen wird, die Länge des Ovipositors, mehr variiert als angenommen worden war (vergl. S. 496). Die Unterscheidung der ♂ ist dagegen in den meisten Fällen leicht möglich. Die topotypische *t.c.* — Population vom Monte Bignone gleicht in ihrem Habitus (Farbe, gewölbtes und hinten

Differentialmerkmale	*E. terrestris terrestris (t.t.)*	*E. terrestris bormansi (t.b.)*	*E. terrestris caprai* ssp. n. *(t.c.)*
terra typica:	Küstenstreifen der Provence u. Cote d'Azur (fa.minor: Basses Alpes)	Insubrische Region (E – Ufer Lago di Como — Lago d'Orta	Ligurische Alpen
Höhe über Meer	200—600 m (fa.minor: 600—2100 m)	1000—2000 m	800—1600 m
Kopf: fastigium verticis ♂, ♀	Etwas weniger komprimiert; im Profil oft dreieckig, nicht nasenartig vorspringend (Fig. 2)	stark komprimiert, vorn fast nasenartig vorspringend (Fig. 2)	wie *t.t.* (Fig. 2)
Pronotum: Mesozona: ♂, ♀ Campus medianus (CM)	auf Seiten weniger scharf begrenzt; fein bis mittelgrob quergerunzelt	auf Seiten scharf begrenzt: fast skulpturlos, glatt (Fig. 3, 4)	wie *t.t.* (Fig. 5, 6)
Callus verrucosus (CV) ♂, ♀	weniger deutlich, in der Regel nicht dunkel gefärbt	markant hervortretend, meist dunkel gefärbt	wie *t.t.*
Metazona: Wölbung in cranio-caudaler Richtung ♂	stärker	schwächer, flacher	ähnlich *t.t.*, meist noch stärker gewölbt
Breite ♂	hinten breiter als vorn, im Bereich der TU: nicht parallelseitig	vorn (im Bereich der TU) fast gleich breit wie am Hinterrand: fast parallelseitig (Fig. 3)	wie *t.t.* (Fig. 5)
Skulptur ♂, ♀	mittelgrob bis grob	feiner: Metazona wirkt glatt und glänzend (Fig. 3, 4)	wie *t.t.* (Fig. 5, 6)
Abdomen: Allgemeine Gestalt ♂, ♀	schlank, aber oval (in der Mitte am breitesten)	schlanker, fast parallelseitig	wie *t.t.*
Epiprokt ♂	„Hinterecken" mehr oder weniger, aber (sofern nicht geschrumpft!) deutlich vorgezogen (Fig. 12, 13) *	ähnlich *t.t.*, aber „Hinterecken" meist etwas weniger vorgezogen (Fig. 14, 15)	„Hinterecken" gerundet (Fig. 7, 16, 17, 19) oder höchstens ganz wenig vorgezogen (Fig. 18)
Cerci Basis, aussen ♂	stark verdickt, wulstig (Fig. 12, 13)	nicht oder sehr wenig verdickt (Fig. 14, 15)	wie *t.t.* (Fig. 7—9, 16—19)
Aussenrand ♂	konkav	gerade	konkav
Innenrand ♂	gerade oder leicht konvex	konkav	gerade oder leicht konvex
Apex ♂	nach hinten und stets etwas nach aussen gerichtet	leicht nach innen geneigt	wie *t.t.*

Differentialmerkmale	*E. terrestris terrestris (t.t.)*	*E. terrestris bormansi (t.b.)*	*E. terrestris caprai* ssp. n. *(t.c.)*
Titillatoren Apikalteile (AT) ♂	in der Regel breiter als bei *t.b.*, aber schlanker als bei *t.c.* (Fig. 20, Taf. II: 1—6)	lang, schlank, am Apex gerundet und in horizontalen Dorn ausgezogen (Fig. 21, Taf. II: 7—12)	kurz, breit, gegen Apex verjüngt und oft zugespitzt (Fig. 22, 23, Taf. II: 13—19)
Prop. a: c ♂	1: (7) 8,5—10,5 (13,0)	1: (10,5) 12,0—15,0	1: (6,1) 6,5—8,5 (9,3)
Basalteile (BT): nach hinten umgebogene Schenkel ♂	reichen wenig über die Mitte der AT hinaus (Fig. 20) *	kürzer, reichen in der Regel nur bis zur Mitte der AT (selten wenig länger) (Fig. 21) *	lang, reichen stets bis über die Mitte der AT hinaus, oft U-förmig (Fig. 22, 23)
Prop. c: d ♂	1: 0,6—0,7 (0,8)	1: 0,4—0,6 (0,7)	1: (0,7) 0,8—0,9 (0,95)
Subgenitalplatte ♀	am Hinterrand relativ breit und tief ausgerandet	am Hinterrand nur flach ausgerandet	ähnlich *t.t.*, oft fast halbkreisförmig ausgerandet
Ovipositor ♀ Prop.: Länge pron.: ovip.	1: (2,9) 3,1—3,5 (3,6)	1: (3,0) 3,2—4,0	1: 2,8—3,4 (3,6)
Prop.: Länge fe.po.: ovip.	1: (1,3) 1,4—1,5 (1,7)	1: (1,3) 1,4—1,7	1: (1,2) 1,3—1,5 (1,6)
Farbe: ♂, ♀ Grundfarbe oben	beige-braun, braunoliv, aber auch mattgrün. Oft mit rötlichem Schimmer	beige-braun, grau- oder braun-oliv-tannengrün, oft mit seidigem Glanz	meist frisch grasgrün; selten beige
Zeichnung Abdomen	meist einfarbig; selten kleine schwarze Flecken	dreieckige, dunkle Flecken deutlich, die lateralen oft verlängert; median davon oft helles Längsband	keine dunkle Fleckenzeichnung
Körpermasse: long. corp. ♂	t.t.: 26,0—34,5 t.t. fa.minor: (18,0) 20,0—26,0 (27,0)	20,0—25,0	(22,0) 24,0—29,0
♀	t.t.: (27,0) 30,0—35,0 t.t. fa.minor: 20,0—24,0 (26,0)	(19,0) 20,0—26,0	24,0—30,0
long. pron. ♂	t.t.: 7,5—9,0 t.t. fa.minor: 6,5—7,7	5,0—7,1	6,8—7,8
♀	t.t.: 7,1—8,9 t.t. minor: (6,2) 6,4—7,2	(5,0) 6,0—7,0	6,5—8,0
long. fe. po. ♂	t.t.: 17,0—20,0 t.t. fa.minor: 13,5—15,0	12,0—14,1	14,5—16,5
♀	t.t.: 18,0—21,2 t.t. fa.minor: 14,2—15,1	(13,0) 14,0—15,5	15,2—18,0
long. ovip. ♀	t.t.: (25,2) 26,0—28,5 t.t. fa.minor: 21,0—24,0 (24,9)	(18,0) 20,0—25,0	(19,9) 21,0—24,5 (27,0)

erweitertes Pronotum des ♂, ovale Form des Abdomens) *E. ephippiger*. Doch unterscheidet sich *E. ephippiger* von allen Unterarten von *E. terrestris* durch die Lage des Innenzahns der Cerci, der nicht subapikal, sondern ungefähr in der Mitte liegt, sowie durch die

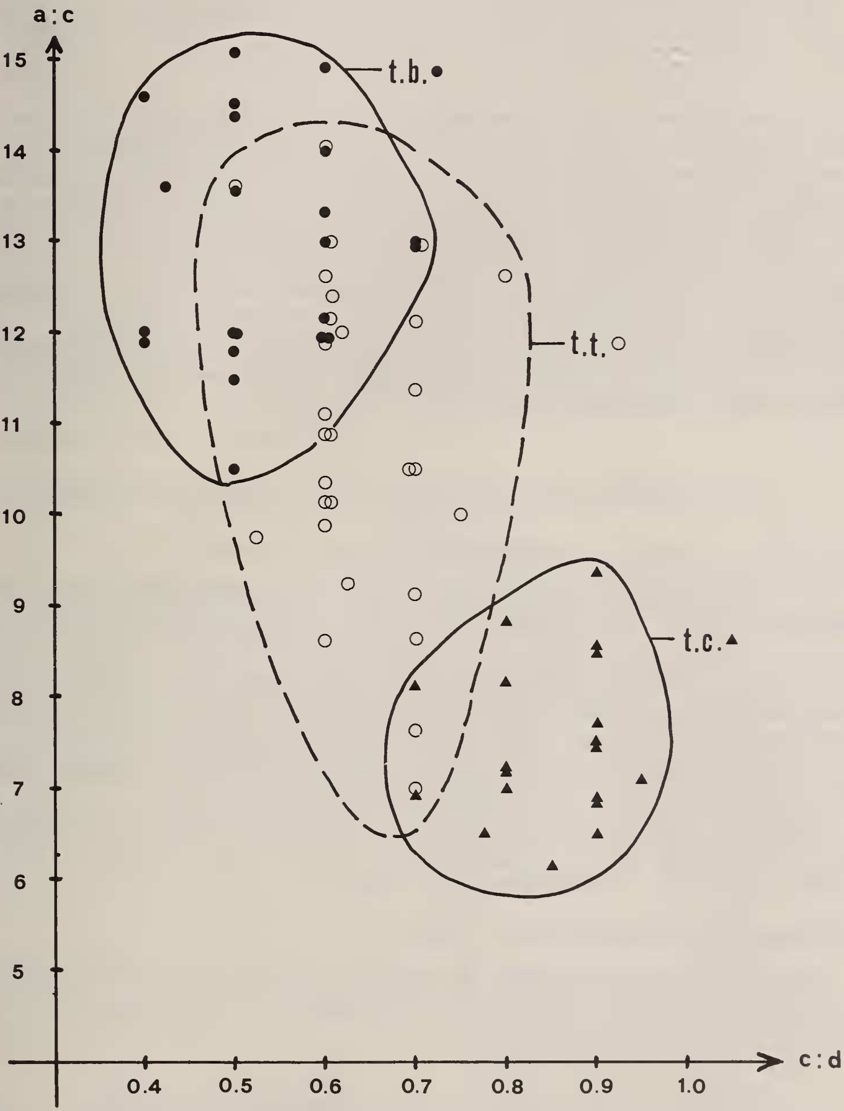


FIG. 36.

E. terrestris terrestris (t.t.), *terrestris bormansi (t.b.)* und *terrestris caprai (t.c.)*: Scatterdiagramm für die Proportionen a: c (Breite: Länge der Apikalteile) und c: d (Länge der Apikalteile: Länge der Basalteile der Titillatoren).

Die Fig. zeigt, dass *t.b.* und *t.c.* sich in bezug auf die Gestalt der Titillatoren deutlich unterscheiden, während *t.t.*, die Nominatsunterart, eine Zwischenstellung einnimmt.

Gestalt und Bedornung der AT der Titillatoren: bei *E. ephippiger vicheti* sind diese konisch, zugespitzt, auf der ganzen Fläche mit kleinen Dornen besetzt (vergl. Harz, Fig. 1638); eine Verwechslung mit ♂ von *E. ephippiger vitium* wäre eher möglich, doch sind die AT bei dieser Unterart noch schlanker, stärker gebogen und regelmässiger bedornt als bei *E. terrestris* (vergl. Harz, Fig. 1635).

Bei *E. perforatus* ist das fastigium verticis zwar auch verhältnismässig schmal, kompress; die Cerci des ♂ sind aber kürzer, gedrungener und die AT der Titillatoren sind meist nur mit wenigen, kräftigen Dornen bewehrt (vergl. Harz, Fig. 1657, 1658, 1660).

E. terrestris caprai könnte der subapikalen Lage des Innenzahns der Cerci und der Gestalt des Epiprokts wegen (quadratisch, Hinterecken nicht vorgezogen) auch mit *E. zelleri* verwechselt werden. Diese Art wurde aber bis jetzt nur in Mittel- und Süditalien gefunden und unterscheidet sich von allen Formen von *E. terrestris* im Habitus und in einer Reihe morphologischer Merkmale: Auf den Tergiten erkennt man in beiden Geschlechtern deutlich kleine dunkle Flecken, die nicht in 3, sondern in 6—10 Reihen angeordnet sind; das fastigium verticis ist nicht kompress; der EP des ♂ „verschmälert sich deutlich bis zum abgestutzten bis ganz leicht verrundeten Hinterrand" (Harz, vergl. Fig. 1697); die Titillatoren sind besonders an der Basis der AT dichter bedornt [1]; beim ♀ ist die Subgenitalplatte am Vorderrand auf den stärker sklerotisierten Seitenskleriten grubig vertieft (vergl. Harz, Fig. 1698).

5. DIE HYBRID-POPULATIONEN DER „ALPES MARITIMES"

Untersuchtes Material (Fundorte von W nach E):

Coll. Nadig: Cheiron, Plan du Peyrou, 1130—1150 m, 16 ♂, 10 ♀; Cheiron, über Gréolières-les-Neiges, 1450—1680 m, 36 ♂, 35 ♀; Sommet Combe Moutonne (Col de Vence, N-Seite), 1000—1100 m, 19 ♂, 8 ♀; St. Brés, W Valberg, 1330 m, 5 ♂, 5 ♀; Col Couillole, E Valberg, 1550 m, 8 ♂, 9 ♀; St. Etienne-de-Tinée, 1050 m, 1 ♂, 1 ♀; St. Dalmas-le-Selvage, 1500 m, 6 ♂, 2 ♀; Auron, S-Hang, 1550 m, 14 ♂, 6 ♀; Vallon de Chastillon, 1600 m, 11 ♂, 9 ♀; Peira Cava, 1160 m, 3 ♂; Moulinet, 900 m, 1 ♂, 1 ♀; Col de Turini, S-Seite, 1200 m, 4 ♂, 2 ♀; l'Aution-Pointe des Trois Communes, 1880—2082 m, 19 ♂, 13 ♀; Col de Tende, S-Seite, 1500—1800 m, 4 ♂, 2 ♀.

Coll. Dreux: Crête du Cheiron, 1700 m, 1 ♂, 2 ♀; Valberg, 1640 m, 1 ♂, 1 ♀; St. Dalmas-le-Selvage, 1 km SW du village, 1600 m, 1 ♂, 1 ♀; Mairis, 1900 m, 1 ♂; Gorges du Cians, vers 1300 m, 1 ♂; l'Aution, vers 1800 m, 1 ♂.

Beschreibung und Vergleich mit *t.t.* und *t.b.*

Kopf: In bezug auf die Gestalt des Fastigium verticis treten die verschiedensten Kombinationen zwischen *t.t.* und *t.b.* auf. Individuen mit „bormansiähnlichem" vorn steilem Fastigium verticis überwiegen.

[1] nach Harz (Bestimmungstabelle, S. 495) unterscheiden sich *E. zelleri* und *E. ruffoi* u.a. dadurch, dass die Cerci bei *ruffoi* am Apex einen „aufgesetzten, nadelspitzen Dorn" tragen, der bei *zelleri* fehlt. Bei einem mir vorliegenden ♂ von *E. zelleri*, das aus St. Maria di Galeria (Lazio) stammt (aus dem Museo Civico di Storia Naturale Genova) trägt der rechte Cercus ebenfalls einen kleinen, spitzen, „aufgesetzten" Dorn, während der linke unbewehrt ist. Dieser Dorn ist allerdings kürzer als bei *E. ruffoi* und der Apex beider Cerci ist zugespitzt, während er bei *E. ruffoi* fast halbkugelig vorgewölbt ist. Kleine „aufgesetzte" Dörnchen treten gelegentlich auch bei *E. terrestris* (vergl. S. 481) und bei zahlreichen anderen Ephippigerinae auf.

Thorax: Der CM ist — wie bei *t.b.* — in der Regel fein quergestreift und seitlich deutlich begrenzt. Die Skulptur der MET variiert (auch in ein und derselben Population) mehr als bei topotypischen *t.t.* und *tb.*-Populationen. Man findet Individuen mit glatt-glänzender, also „bormanisähnlicher", andere mit rel. grob gerunzelter, also „terrestris-ähnlicher" MET. In der Längsrichtung ist die MET nur wenig gewölbt und gegen den Hinterrand wenig erweitert. Auch in dieser Hinsicht überwiegen somit „bormansi-Merkmale".

Abdomen:

♂: Die Länge der Fortsätze an den „Hinterecken" des EP variiert stark. In dieser Hinsicht, aber auch in bezug auf die Gestalt der Cerci nehmen die Hybridpopulationen eine deutliche Zwischenstellung zwischen *t.t.* und *t.b.* ein (Taf. I: 24—34): ihre Basis kann — wie bei *t.t.* — aussen deutlich erweitert (24—26) oder — wie bei *t.b.* — nicht (28, 30, 33) oder kaum (29) erweitert sein. Der Cercus-Aussenrand verläuft — wie bei *t.t.* — konkav (24—27, 32) oder — wie bei *t.b.* — gerade (28, 30, 33). Der Cercus-Innenrand kann — wie bei *t.t.* — etwas konvex erscheinen (24); häufiger verläuft er fast gerade (26, 31, 32) oder — wie bei *t.b.* — etwas konkav (27, 28, 33, 34). Der Cercus-Apex kann leicht nach innen gebogen sein (30); in den meisten Fällen ist er aber — ähnlich wie bei *t.t.* — leicht nach aussen geneigt. — Die Gestalt der Titillatoren (Taf. II: 20—25) variiert — wie die folgenden Zahlen zeigen — bei den Hybridpopulationen stärker als bei topotypischen *t.t.*- und *t.b.*-Populationen:

Proportion *:

	t.t.	Hybrid-populationen	*t.b.*
a:c	1: (7) 8,5—10,5 (13)	1: (7) 8—13,7	1: (10,5) 12—15,0
c:d	1: 0,6— 0,7 (0,8)	1: 0,4 — 0,8	1: 0,4— 0,6 (0,7)

Die Variationsbreite der Proportion c:d (Gesamtlänge der AT:Länge der Schenkel der BT) entspricht somit der Variationsbreite von *t.t.* und *t.b.* zusammen. Eine Zwischenstellung der Hybridpopulationen lässt sich somit aus diesen Zahlen nicht ableiten. Die verschiedenen für diese Proportion ermittelten Werte treten aber bei *t.t.*-, *t.b.*- und den Hybridpopulationen nicht gleich häufig, auf:

c:d	*t.t.* %		Hybrid-populationen %		*t.b.* %	
0,4	—	5%	—	30%	21	58%
0,5	5		30		37	
0,6	50	95%	35	70%	37	42%
0,7	40		35		5	
0,8	5		—		—	

Bei *t.b.* ist der Prozentsatz der Individuen, bei denen die Schenkel der BT kurz sind, d.h. höchstens die Mitte der AT erreichen, hoch (58%), jener der Individuen, deren Schenkel lang sind, relativ klein (42%); umgekehrt ist bei *t.t.* der Prozentsatz der Indi-

viduen, deren Schenkel über die Mitte der AT hinausreichen, hoch (95%), jener der Individuen mit relativ kurzen Schenkeln tief (5%). Die Hybridpopulationen nehmen eine Zwischenstellung ein.

In bezug auf Form und Bedornung der AT (vergl. auf Taf. II Abb. 20—25 mit Abb. 7—12 resp. 1—6) gleichen die Hybridpopulationen mehr *t.b.* als *t.t.*. Der Apex der AT ist meist gerundet und der Enddorn steht in der Regel (aber nicht immer! (25)) horizontal.

♀: In bezug auf die Breite und Tiefe der Ausrandung der Subgenitalplatte zeigen sich bei den Hybridpopulationen mannigfache Übergänge zwischen *t.t.* und *t.b.*. Wie die Gestalt der Titillatoren beim ♂ variiert beim ♀ die Länge des Ovipositors bei den Hybridpopulationen stärker als bei topotypischen *t.t.*- und *t.b.*-Populationen:

Proportion *:	*t.t.*	Hybridpopulationen	*t.b.*
pron.:ovip.	1: (2,9) 3,1—3,5 (3,6)	1: (2,9) 3,2—4,1	1: (3,0) 3,2—4,0
fe.po.:ovip.	1: (1,3) 1,4—1,5 (1,7)	1: (1,3) 1,4—1,6 (1,7)	1: (1,3) 1,4—1,7

Wenn die ermittelten Werte nach der Häufigkeit ihres Auftretens geordnet werden, ergibt sich für die Proportion fe.po.:ovip. folgendes Bild:

fe.po.:ovip.	*t.t.* %		Hybrid-populationen %		*t.b.* %	
1,3	3,8		2,2		4,8	
1,4	46,3	84,7%	15,2	58,7%	4,8	38,2%
1,5	34,6		41,3		28,6	
1,6	3,8	15,3%	32,6	41,3%	52,4	61,8%
1,7	11,5		8,7		9,4	

Der Ovipositor ist somit bei *t.b.* bei über 60% der Individuen mehr als 1½ mal so lang wie die Postfemora, während er bei *t.t.* nur bei ca 15% diese Länge erreicht, bei allen anderen aber kürzer ist. Auch hier nehmen die Hybridpopulationen eine Zwischenstellung ein. Die Proportion: pron.:ovip. führt zu weniger klaren Ergebnissen, wahrscheinlich deshalb, weil die für die Länge des Pronotums ermittelten Werte, von der Tiefe der Einkerbung am Hinterrand und von der Stellung der Metazona abhängig und deshalb weniger signifikant sind.

Habitus, Farbe, Zeichnung und Grösse:

In ihrem Habitus gleichen die Hybridpopulationen mehr *t.b.* als *t.t.*: Der Körper ist schlank, fast parallelseitig; das Abdomen ist in der Mitte kaum erweitert; Färbung und Zeichnung sind ausserordentlich variabel. Die schwarze Fleckenzeichnung auf der MES des Pronotums und auf den Tergiten ist in der Regel deutlich zu erkennen. Häufig werden die lateralen Fleckenreihen innen von einem schmaleren oder breiteren gelben Band gesäumt. Matte, beige, olivfarbene, schiefer- bis bleigraue, gelegentlich leicht violette Töne herrschen vor. Auch in dieser Hinsicht zeigen die Hybridpopulationen mehr „*bormansi*-Charakter". Aehnlich wie bei *t.t.* nimmt die Körpergrösse mit zunehmender Höhe ü.M. ab.

6. DIE REZENTE VERBREITUNG

Das rezente Verbreitungsgebiet von *E. terrestris* s.l. ist im Vergleich zu jenem anderer mitteleuropäischer *Epippiger*-Arten (z.B. *E. ephippiger*) relativ klein: Es umfasst Teile der Provence, der „Basses Alpes", die französischen und italienischen Meeralpen und erstreckt sich als rel. schmales, wahrscheinlich mehrfach unterbrochenes Band dem Ost- und Südrand des Alpenbogens folgend, durch die Cottischen Alpen bis zur Insubrischen Region (E-Ufer des Lago die Como). Im Norden der Alpen, in den Ostalpen, im Appennin [1], aber auch im westlichen Teil der Provence (W der Durance) und im Massif Central (VOISIN 1979) fehlt er.

6.1. *E. terrestris terrestris (t.t.)* (Fig. 37):

Der Locus typicus liegt im Dép. du Var. AZAM (1901) vergleicht das Verbreitungsgebiet mit einem Polygon, dessen Begrenzungslinie von St. Aigulf der Maures-Kette bis Cuers folgt, gegen La Sainte Baume aufsteigt, von dort die Durance erreicht, der sie bis Sisteron folgt. Sie zieht dann in östlicher Richtung zum Col d'Allos um absteigend über Puget-Théniers Grasse und über den Esterel die Meeresküste bei Saint-Raphaël zu erreichen. Dieses von AZAM gezeichnete Verbreitungsbild stimmt in grossen Zügen auch heute noch. DREUX (1962) gelang allerdings der Nachweis an einem Fundort, der im NW ausserhalb des Polygons AZAMS in der montagne d'Aurouze, also in den „Hautes Alpes" liegt. [2]

Es ist anzunehmen, dass die Art bei künftigen Nachforschungen auch noch an anderen Stellen am Mittellauf der Durance, im Gapendais, vielleicht auch im südlichen Embrunois gefunden wird. Im E erstreckt sich das Areal von *t.t.* an der Côte d'Azur über Saint-Raphaël hinaus bis zur italienischen Grenze (Fundorte: Cannes, „Grande Corniche", Südseite des Col de Castillon, über Menton). Es ist wahrscheinlich, dass die Art auch im untersten Royatal vorkommt. An der Riviera dei Fiori suchte ich sie vergebens. Doch muss berücksichtigt werden, dass dieser Küstenstreifen sehr stark überbaut, wirtschaftlich genutzt und die natürlichen Biotope weitgehend zerstört sind.

Die Grenze zwischen dem Verbreitungsgebiet von *t.t.* und der *forma minor* ist naturgemäss unscharf. Schon AZAM weist darauf hin, die Grösse der Tiere nehme sukzessive ab, je mehr man sich von der Küste landeinwärts in höher gelegene Gegenden bewege. In Küstennähe, im Massif des Maures, im Esterel, in den Petites Alpes de Provence (Raum Draguignan-Bagnols-Callian, Grasse-Vence) und an der Côte d'Azur findet man nur Populationen typischer *t.t.;* schon auf dem Plan d'Aups und auf dem Lachens (900—1500 m), also am Nordrand des „Var", werden die Tiere kleiner und in den „Basses Alpes" nördlich der Verdon-Loup-Linie findet man ausschliesslich die *fa. minor.*

Auch die Grenze zwischen dem Verbreitungsgebiet von *t.t.* und jenem der Hybridpopulationen ist unscharf. Je mehr man sich aus dem Areal der *fa. minor* nach E und aus dem Areal von *t.t.* an der Côte d'Azur nach N in den gebirgigen Nordwestzipfel der

---

[1] Die Angabe ZANGHERIS (1927), *E. bormansi* komme auch am Passo di San Godenzo in der Romagna vor, dürfte auf einer Fehlbestimmung beruhen. ZANGHERI stützt sich auf ein einziges ♀, und die Art wurde seither im Appennin nicht wiedergefunden (BACCETTI 1954, 1963; CAPRA & CARLI 1969).

[2] genauer Fundort (nach Mitteilung von DREUX): « Col de Lauteret près Lus la Croix Haute, 1650 m ». 2 ♂ und 1 ♀, die mir von DREUX zur Einsichtnahme geschickt wurden, gehören zu *E. terrestris terrestris fa. minor* und nicht zu *E. bormansi.*

„Alpes Maritimes" bewegt, desto häufiger stösst man auf Populationen, die in einzelnen Merkmalen „bormansiähnlich" sind.

Die Populationen im Einzugsgebiet der Sasse, der Bléone und des Verdon gehören nach meiner Beurteilung ausnahmslos der forma *minor* von *t.t.* an. [1] Das gleiche gilt für Populationen am Oberlauf des Var (zwischen dem Col de la Cayolle und St. Martin d'Entraunes), während bereits auf dem Höhenzug, der den Var und die Tinée trennt, (Valberg-Beuil), „bormansiähnliche" Populationen auftreten.

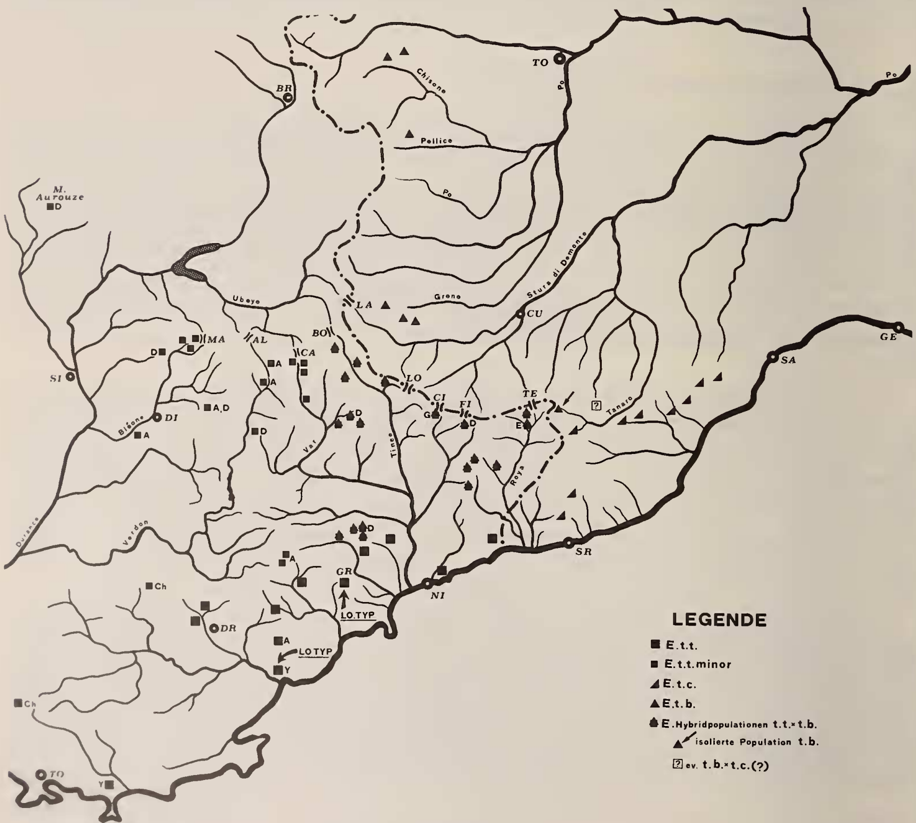


FIG. 37.

Verbreitung von *Ephippiger terrestris terrestris (t.t.)*, der *forma minor*, von *terrestris caprai (t.c.)* und *terrestris bormansi (t.b.)*, sowie der *Hybrid*-Populationen *t.t.* × *t.b.* in den Westalpen. Kursiv: Ortsbezeichnungen. Senkrechte Buchstaben neben den Signaturen: Funde früherer Autoren: A = AZAM; Ch = CHOPARD; D = DREUX; Y = YERSIN. LO.TYP. = Locus typicus.

[1] Nach AZAM (1892, 1901) und nach DREUX (1962) leben am „Cheval blanc", beim Aufstieg vom „Col de la Cine" *E. terrestris minor* und *E. bormansi* nebeneinander. Leider war es mir nicht möglich, diesen Fundort selbst zu besuchen. Ein als „*bormansi*" bestimmtes ♂, das mir DREUX zur Prüfung geschickt hat, gehört zu *t.t. minor*.

Das Hauptverbreitungsgebiet der Hybridpopulationen liegt im nördlichen und nordwestlichen Teil der „Alpes Maritimes", im Einzugsgebiet der Tinée, Vésubie und Roya, und zwar auf Höhen zwischen ca 1000 und 2000 m. Der am weitesten nach SW gegen das Areal von *t.t.* vorspringende Fundort von Mischpopulationen liegt am M. Cheiron, diesem markanten, 1768 m hohen Gebirgszug, der den Loup im N begrenzt. Die Variationsbreite dieser im Jahre 1976 sehr individuenreichen Population ist gross. In ihrer Körpergrösse erinnern die Tiere an typische *t.t.*; in Farbe, Zeichnung und einzelnen morphologischen Merkmalen an *t.b.* [1].

Im N wird das Areal der Mischpopulationen deutlich durch den Bergkamm gebildet, der vom M. Ténibres zur P. Marguerais führt und die Wasserscheide (zugleich Landesgrenze) zwischen dem Einzugsgebiet des Po und den nach S, meist steil zum Mittelmeer abfallenden Bächen und Flüssen bildet.

6.2. *E. terrestris bormansi (t.b.)* (Fig. 38);

Die terra typica bildet die Insubrische Region zwischen dem E-Ufer des Lago di Como und dem Lago d'Orta. Ich habe schon früher (Nadig, 1968) darauf hingewiesen, dass *t.b.* erst auf Höhen von ca. 1000 m auftritt und dass diese Höhenkurve weitgehend mit der unteren Grenze der eiszeitlichen Massifs de Refuge zusammenfällt. Im oberen Teil der Täler (Valtellina, Piano di Chiavenna, Mesolcina, Leventina und im Norden der Ticino-Lago Maggiore-Furche fehlt *t.b.* im Gegensatz zu *E. ephippiger vicheti.* Die Ostgrenze seines Verbreitungsgebietes wird durch die Berge gebildet, die den Lago di Como im Osten begrenzen (Croce di Muggio, Grigna, Resegone). Der westlichste Fundort liegt zwischen dem Lago Maggiore und Lago d'Orta am Mottarone [2].

Im Gegensatz zu der von mir noch vor kurzem in einem Vortrag (Nadig, 1977) geäusserten Vermutung, kommt *t.b.* auch in Piemont vor, und zwar in verschiedenen Tälern, deren Flüsse S von Torino in den Cottischen Alpen entspringen und sich zum Po hin entwässern. In diesen Tälern (V. Chisone, V. Pellice, V. Grana, V. dell'Arma) kommt *t.b.* nur auf der Sonnenseite und — wie in der Insubrischen Region — nur auf Höhen über 1000 m vor. Am Colle d. Maddalena und in den von Süden in die Stura di Demonte einmündenden Tälern (Bagni di Vinaldo, Vne. St. Anna, Terme di Valdieri, Entracque, Col di Tenda: N-Seite) sowie im Wintersportgebiet von Frabosa-Prato nevoso (auf der N-Seite des M. Mongioie) suchte ich *t.b.* vergebens (was natürlich nicht ausschliesst, dass er doch vorkommt). Die von Borelli 1892 am Colle Ciriegia gesammelten Tiere, die Griffini (1893) als nova species (*E. borellii)* beschrieb, stammen von einem Fundort, der bei 1740 m Höhe auf der S-Seite des Passes, also im Verbreitungsgebiet der Hybridpopulationen *t.t.* × *t.b.* liegt. Offenbar besteht heute zwischen dem Areal der Hybridpopulationen und jenem der piemontesischen *t.b.*-Populationen eine wahrscheinlich klimatisch bedingte schmale Verbreitungslücke. Weitere Nachforschungen im Grenzgebiet, vor allem auf italienischer Seite, werden notwendig sein, um diese Frage sicher zu entscheiden. Eine eigenartig isolierte *t.b.*-Population entdeckte ich bei Viozene (1350 m) am Oberlauf des Tanaro (Negrone). Ein von Poggi auf dem Pian del Olio am M. Mongioie gesammeltes ♂ (coll. Museo Genova) könnte eine Zwischen-

---

[1] Nach Dreux kommen am Cheiron beide Arten vor: *terrestris* und *bormansi.* Nach meinen Feststellungen ist dies nicht der Fall. Ein als *terrestris minor* bestimmtes ♀ der coll. Dreux gehört zu *E. ephippiger vitium.*

[2] Malfatti (1879) entdeckte die Art am „Monte Monterone", bestimmte sie aber als *E. terrestris.* Die Beschreibung von *E. bormansi* erfolgte erst 3 Jahre später durch Brunner, gestützt auf Material, das von De Bormans bei „Madonna del Monte" über Varese gesammelt worden war, wo Malfatti die Art ebenfalls gefunden und als *terrestris* bestimmt hatte.

stellung zwischen *t.b.* und *t.c.* einnehmen. Auch diese Frage wird sich aber nur gestützt auf umfangreiches Material beantworten lassen.

Zwischen der terra typica in der Insubrischen Region und dem piemontesischen *t.b.*-Areal scheint — nach den bisherigen Funden zu schliessen — eine Verbreitungslücke zu klaffen. Zum mindesten blieben drei Exkursionen, die ich zum Bielmonte unter-



FIG. 38

Verbreitung von *Ephippiger terrestris bormansi (t.b.)* in der Insubrischen Region (vergl. Text S. 503). Alle Fundorte liegen in den Bergen, fast ausnahmslos über 1000 m Höhe. Kursiv: Ortsbezeichnungen. M = Fund von MALFATTI. LO.TYP. = Locus typicus.

nahm, dieser Alpenrandkette, die dem Campo dei Fiori vergleichbar, über Biella unvermittelt aus der Poebene aufsteigt, erfolglos. Auch bei Oropa, im Canavese und im oberen Teil der Val di Susa suchte ich ihn vergebens. Das Fehlen am Bielmonte könnte ökologisch bedingt sein, ist doch dieser am Rand ausgedehnter Reisfelder gelegene Höhenzug häufig in Nebel gehüllt. Weitere Nachforschungen in diesem Raum sind unerlässlich, um diese Fragen zu klären.

6.3. *E. terrestris caprai (t.c.) (Fig. 37):*

E. terrestris caprai ssp. n. dürfte in den ligurischen Alpen in höheren Lagen (über 1000 m) überall verbreitet sein. Dagegen fehlt er östlich der Linie Ceva — Savona im

ligurischen Apennin. Zum mindesten blieben meine Nachforschungen am Passo Faiallo (1061 m) erfolglos und Carli und Zunino (1974) konnten die Art am Monte Beigua (1287 m) über Varazze nicht nachweisen. Die Verbreitungsgrenze im N verläuft — wie es scheint — auf dem Hauptkamm, der die Wasserscheide zwischen dem Einzugsgebiet des Tanaro und den steil zum Mar Ligure abfallenden Tälern bildet. Interessant ist die Feststellung, dass die Population, die in der Gegend von Cla San Bernardo lebt, eindeutig zu *t.c.* gehört, während wenig km weiter nördlich am Oberlauf des Tanaro bei Viozene *t.b.* vorkommt. In dem dazwischenliegenden Gebiet von Monesi — le Salse — Upega fand ich keine *Ephippiger*-Art. Systematische Nachforschungen werden notwendig sein, um zu klären, ob im Übergangsgebiet der Areale von *t.c.* und *t.b.* im N, resp. von *t.c.* und *t.t.* im W (also längs der italienisch-französischen Grenze zwischen dem M. Saccarello und der Küste) — ähnlich wie in der Kontaktzone der Areale von *t.t.* und *t.b.* Hybridpopulationen auftreten.

7. ERKLÄRUNGSVERSUCH, SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die heutige Verbreitung von Arten oder Artgruppen wird vorwiegend ökologisch bestimmt, wobei einem Faktor: dem Klima und im Zusammenhang damit der Höhenlage entscheidende Bedeutung zukommt. Jeder Versuch, die heutige Verbreitung historisch erklären zu wollen, bleibt hypothetisch. Da Fossilien fast vollständig fehlen, sind wir darauf angewiesen, aus Gegebenheiten der Gegenwart und aus (meist lückenhaften) Kenntnissen der Geologie und Palaeoklimatologie Schlüsse zu ziehen. Fest steht, dass für die Verbreitung der Arten auf der nördlichen Halbkugel und ganz besonders im Alpenraum die Klimaschwankungen der Eiszeiten und der Nacheiszeit von fundamentaler Bedeutung waren. Es ist allgemein bekannt, dass manche Pflanzen- und Tierarten während des Pleistocäns in eisfreien Regufien an der Peripherie der Alpen Zuflucht fanden. Das ausgedehnte „Massif de Refuge" der Provence verschmälerte sich gegen Osten an der Côte d'Azur und an der Riviera di Ponente, weil sich hier die Bergketten stark dem Meer nähern. Doch darf angenommen werden, dass die Gletscherzungen auch in diesem Raum die 1000 m — Höhenlinie kaum überschritten, so dass im westlichen Teil der Küste (zwischen Nizza und San Remo) ein etwa 3—5 km breiter Streifen eisfrei blieb. Die zwischen den breiteren oder schmäleren Tälern meist steil ins Meer abfallenden Ketten bildeten Riegel, die das Areal in Teilrefugien aufspalteten. Burgeff (1951) hat am Beispiel der *Zygaenen* überzeugend nachgewiesen, wie in diesem „Oszillationsraum" die infraspezifische Evolution gefördert wurde und welch eminente Rolle die Meeralpengrenze, die sich vom Kamm der ligurisch-piemontesischen Alpen zum Col di Tenda hinzieht, für die Verbreitung von Arten und Unterarten gespielt hat. Meine Feststellungen stimmen weitgehend mit seinen Untersuchungsergebnissen überein.

E. terrestris ist — wie gezeigt wurde — im Gebiet der Westalpen endemisch. Sein Entstehungszentrum dürfte — wie dasjenige aller Ephippigerinae — im iberisch-maghrebischen Raum liegen (vergl. La Greca 1975). Die Frage, ob *E. terrestris* im Miocän oder Pliocän von Westen einwanderte oder ob das Verbreitungsgebiet der *Ephippigerinae* im ausgehenden Tertiär weiter war als heute und unter dem Einfluss der Klimaverschlechterung des Pleistocäns nur einzelne Arten an kilimatisch begünstigten Standorten überdauern konnten, bleibt offen (vergl. La Greca 1964). Das heutige Verbreitungsbild der Art, ihre Aufteilung in geographische Rassen und das Auftreten von Mischpopulationen in den Alpes Maritimes, lassen sich durch folgende Hypothese erklären: Das Areal von *E. terrestris* s.1. wär präglazial mindestens ebensogross wie heute. Es erstreckte

sich von der Küste des Mittelmeeres über die Alpenkämme hinweg bis mindestens zum Lago di Como. Dieses zusammenhängende Areal wurde im Pleistocän, als die Gletscher in den Westalpen sich ausdehnten, aufgespalten. In den voneinander getrennten Teilarealen bildeten sich durch Mutationen und Selektion in den MdR der Provence, der ligurischen Alpen und der Insubrischen Region morphologisch und ökologisch differenzierte Rassen aus, die aber in klimatisch für sie günstigeren Epochen ihre Areale wenigstens zeitweise wieder ausweiten konnten. Dabei kam es in der Kontaktzone der Areal von *t.b.* und *t.t.* auf dem Alpenkamm zwischen dem Col di Tenda und dem M. Ténibres zu einer natürlichen Hybridisierung. Ob dies auch in der Kontaktzone der Areale von *t.b.* und *t.c.* sowie von *t.c.* und *t.t.* der Fall war, steht heute noch nicht fest. Alles deutet darauf hin, dass — ähnlich wie bei den Zygaenen — der Kamm der ligurischen Alpen zoogeographisch und ökologisch eine scharfe Grenze bildet.

Der Entscheid, ob allopatrische, sich nahestehende Populationen als selbständige Arten oder als Unterarten einer polytypischen Art zu werten sind, ist oft schwierig und bleibt in manchen Fällen eine Ermessensfrage. Die Tendenz, solchen Populationen Artrang zuzuerkennen, geht m.E. in der neueren orthopterologischen Literatur zu weit. Dies vor allem dann, wenn über die Variationsbreite und die Arealgrenzen nicht volle Klarheit besteht. Folgende Feststellungen bestärkten mich in meinem Entschluss, *E. terrestris* und *E. bormansi* nicht länger als getrennte Arten, sondern als Unterarten einer polytypischen Art und die Populationen der Alpes Maritimes als natürlich entstandene Hybridpopulationen *(t.t.* × *t.b.)* aufzufassen (vergl. Mayr, 1969/75):

1. Die Zahl der Differentialmerkmale ist — wie auf S. 494 dargelegt wurde — klein. (Die drei Unterarten von *E. terrestris* stehen einander mindestens ebenso nahe wie z.B. *E. ephippiger vitium* Serv. und *E. ephippiger vicheti* Harz).

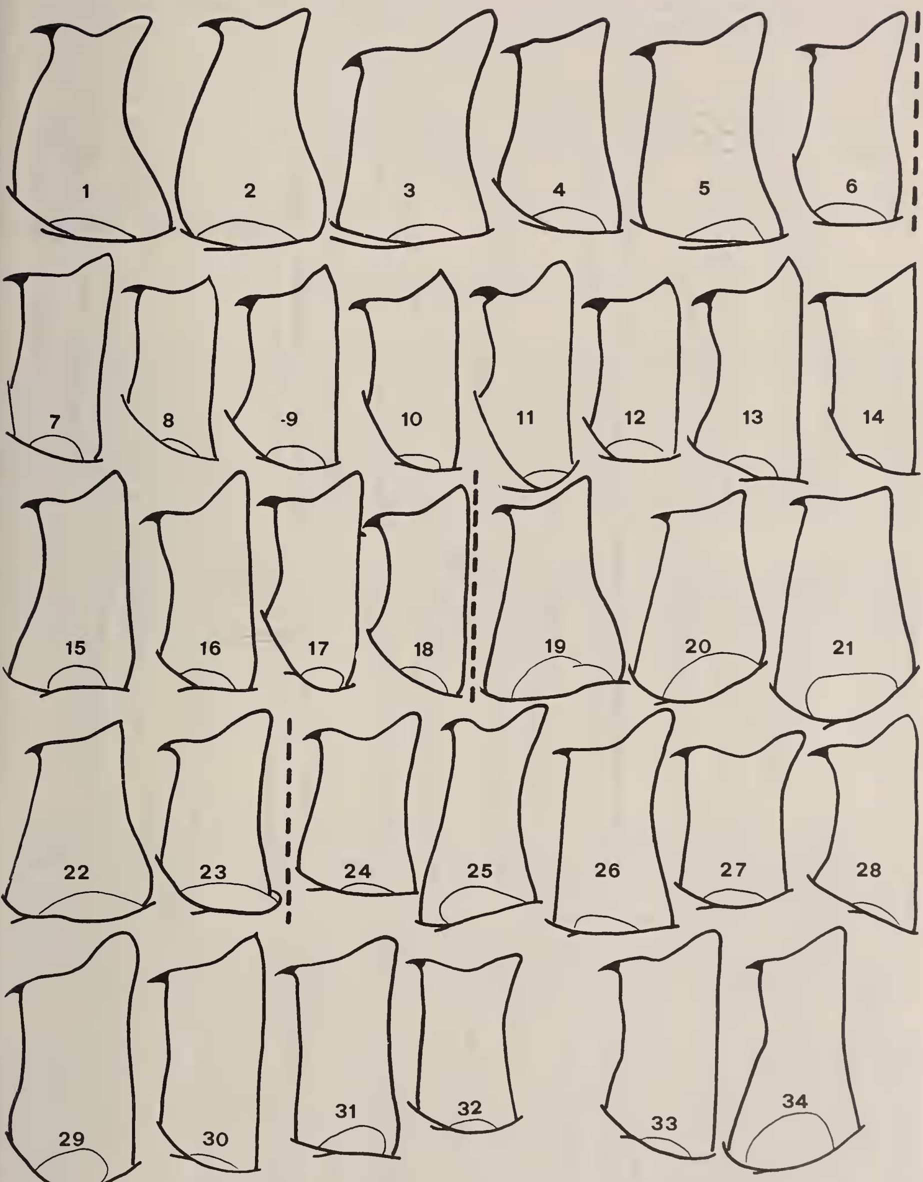
Tafel I.

Linker Cercus, senkrecht von oben: Variationsbreite. — 1—6: *E. terrestris terrestris*; 7—18: *E. t. bormansi*; 19—23: *E. t. caprai*; 24—34: *Hybriden* aus den Alpes Maritimes. —

Die Lage, die Länge und die Form des Innenzahns, aber auch die Form des Cercus-Apex variieren bei allen drei Unterarten und eignen sich deshalb nicht zu ihrer Unterscheidung. Der Apex kann stumpf, abgerundet, rel. lang (3, 5, 6, 11, 16, 23) oder rel. kurz (20, 21), er kann aber auch mehr oder weniger zugespitzt sein (8, 9, 10, 12, 13, 14, 22). Bei *t.b.* sind ♂ mit zugespitztem Apex häufiger als bei *t.t.* und *t.c.* Bei einzelnen Individuen trägt der Apex einen kurzen, meist dunkeln, „aufgesetzten" Dorn (8, 9, 30). Andere Merkmale sind für die einzelnen Unterarten charakteristisch: die Basis der Cercus ist aussen bei *t.t.* und auch bei *t.c.* deutlich erweitert, bei *t.b.* nicht oder kaum erweitert. Der Aussenrand ist bei *t.t.* und *t.c.* konkav, bei *t.b.* verläuft er fast gerade. Der Cercus-Apex ist bei *t.t.* und *t.c.* nach hinten und aussen gerichtet, bei *t.b.* dagegen leicht nach innen gebogen.

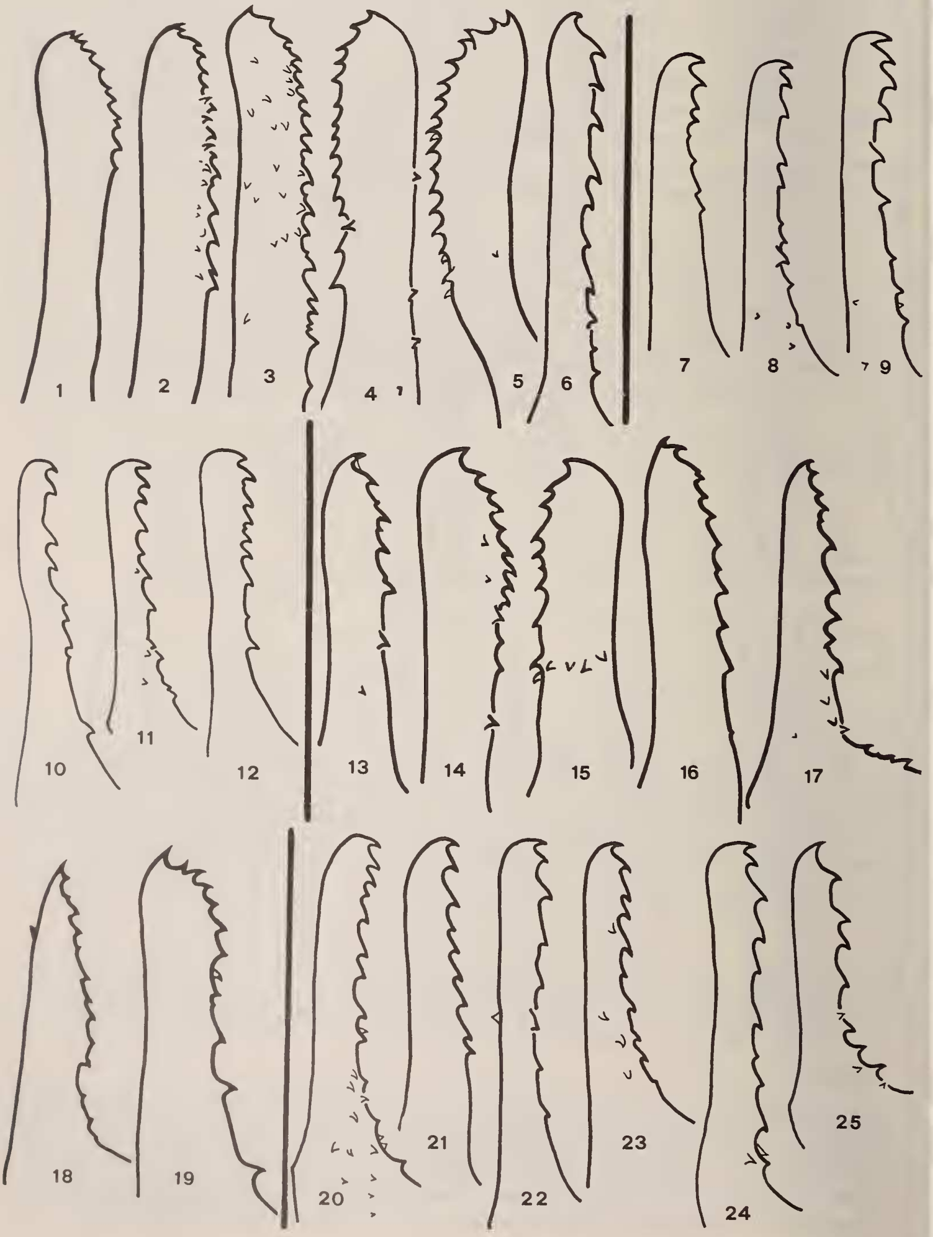
Die *Hybriden* nehmen in bezug auf diese Merkmale eine Zwischenstellung ein. Bei Populationen aus tieferen Lagen und aus dem westlichen Teil der Alpes Maritimes ist der Aussenrand meist noch konkav und der Apex nach aussen geneigt (24—27); bei Populationen höherer Lagen des NW-Zipfels der Alpes Maritimes überwiegen Individuen mit „bormansiähnlichen" Cerci (28, 30, 31, 33, 34).

Fundorte: *t.t.*: 1—2: Nice (Grande Corniche); 3: Tête grosse; 4: Col du Maure; 5—6: Esteng. — *t.b.*: 7, 8: S. Maria d. Monte-M. Tre Croci (locus typicus); 9: V. Morobbia, Melirolo; 10: M. Boglia; 11: M. Lema; 12: M. Gradiccioli; 13: V. Sanagra; 14: V. del Confine, Cortafongrat; 15, 16: M. Croce di Muggio; 17: Grigna meridionale; 18: V. dell'Arma. — *t.c.*: 19—22: San Remo, M. Bignone (19 = Holotypus); 23: Cla San Bernardo. — *Hybriden*: 24, 25: Peira Cava; 26: St. Dalmas-le-Selvage; 27: Moulinet; 28: St. Brés, W. Valberg, 29, 30: Col Couilolle; 31, 32: l'Aution-Pointe des Trois Communes; 33, 34: Col de Tende, S-Seite.



2. Die topotypischen in den Randgebieten des Gesamtareals lebenden Populationen (Provence, ligurische Alpen, Insubrische Region) unterscheiden sich zwar deutlich voneinander, so dass kaum Zweifel darüber bestehen können, welcher der drei Formen Individuen dieser Populationen angehören. Die Variationsbreite dieser topotypischen Populationen ist relativ klein. In der Kontaktzone der Areale (zum min-

desten der Areale von *t.t.* und *t.b.*) stossen wir aber auf Populationen, deren Variationsbreite erheblich grösser ist und die eine Zwischenstellung zwischen den topotypischen Populationen einnehmen. Die in Betracht kommenden Merkmale treten dabei in verschiedener Kombination auf.



3. Hybridpopulationen treten nicht lokalisiert, an einer Stelle, sondern auf der ganzen Breite der Kontaktzone zwischen dem M. Ténibres und der P. Marguerais auf (selbstverständlich vorausgesetzt, dass die heute herrschenden Bedingungen ihren ökologischen Ansprüchen genügen, somit kaum über 2000 bis 2100 m Höhe).
4. Die Variation einzelner Merkmale erfolgt klinal: Je mehr wir uns von der Küste des Mittelmeers, also vom Areal von *t.t.*, in nordöstlicher resp. nördlicher Richtung gegen die Grenzübergänge zwischen den „Alpes Maritimes" und Piemont, somit gegen das Areal von *t.b.* bewegen, desto „bormansiähnlicher" werden die Tiere.

Eine taxonomische Anerkennung der Hybridpopulationen ist ihrer Variabilität wegen nicht gerechtfertigt.

8. ZUSAMMENFASSUNG

Gestützt auf das Studium der Typen und z.T. morphometrische Untersuchungen an umfangreichem Material aus verschiedenen Gegenden des gesamten Verbreitungsgebietes gelangt der Autor zum Schluss, dass *Ephippiger terrestris* (Yersin, 1854) und *E. bormansi* (Brunner von Wattenwyl, 1882) nicht länger als getrennte Arten, sondern zusammen mit einer neuen Form aus den ligurischen Alpen, *E. terrestris caparai* ssp. n. als Unterarten einer einzigen polytypischen Art zu werten sind. In der Kontaktzone der Areale von *E. terrestris terrestris (t.t.)* und *E. terrestris bormansi (t.b.)* in den Alpes Maritimes leben Populationen, die eine Zwischenstellung einnehmen. Das heutige Verbreitungsbild lässt sich erklären, wenn man annimmt, dass durch die Ausdehnung der Meeralpen-Gletscher im Pleistocän das einst zusammenhängende Areal derArt aufgesplittert, dass durch Mutationen und Selektion die infraspezifische Evolution gefördert

---

Tafel II.

Apikalteile (AT) der Titillatoren: Variationsbreite. — 1—6: *E. terrestris terrestris*; 7—12: *E. t. bormansi*; 13—19: *E. t. caprai*; 20—25: *Hybriden* aus den Alpes Maritimes.

Die Tafel zeigt, dass die Zahl der Dornen und ihre Anordnung bei allen drei Unterarten stark variieren, wenn auch festgestellt werden kann, dass *t.t.* in der Regel am stärksten, *t.b.* am schwächsten bedornt ist. Die dorso-laterale Dornenreihe kann relativ kurz sein (1, 7, 13) oder bis zur Stelle reichen, an welcher die AT in die BT umbiegen (3, 11, 17). Einzelne Dornen (4, 5, 8, 9, 11, 13, 14, 17) oder Dornengruppen (2, 3, 15) können auf der medianen Fläche stehen, seltener auf der lateralen (5, 9, 15) oder an der medioventralen Kante (4, 18).

Eine Unterscheidung der drei Unterarten ist in der Regel gestützt auf folgende Merkmale möglich: 1. Bei *t.b.* sind die AT schlanker als bei *t.t.* und *t.c.* Ein t.t.-♂ (6) aus Cannes nimmt allerdings eine Sonderstellung ein: Seine AT sind sehr schlank, „bormansiähnlich". 2. Bei *t.b.* sind die AT am Ende meist abgerundet und in einen kürzeren oder längeren horizontalen Zahn ausgezogen (7—12); bei den anderen Unterarten sind die AT am Ende nicht oder nur undeutlich abgerundet, bei *t.c.* verjüngen sie sich häufig und enden spitz (13, 16, 17, 18). Doch treten auch bei *t.c.* Individuen auf (z.B. 14, 15), deren AT relativ breit enden und jenen von *t.t.* (2, 3) ähnlich sind. Hybriden aus den Alpes Maritimes nehmen eine Zwischenstellung ein, zeigen aber mehr Aehnlichkeit mit *t.b.* als mit *t.t.* und *t.c.*

Fundorte: *t.t.*: 1—5: Nice (Grande Corniche); 6: Cannes. — *t.b.*: 7, 8: M. Bre — M. Boglia; 9: M. Tre Croci (locus typicus); 10: V. Sanagra; 11: V. del Confine: Cortafongrat; 12: M. Croce di Muggio. — *t.c.*: 13—15: M. Bignone (locus typicus); 16: M. Armetta (Mus. Genova); 17: Cla San Bernardo; 18: Cle. Caprauna; 19: V. Pennavaira (Mus. Genova). *Hybr.*: 20, 21: Col d. 1. Couilolle; 22: Col de Tende, S-Seite; 23: Aution; 24—25: Col de Turini.

wurde, dass aber die so in den Randgebieten entstandenen Unterarten in einer für sie günstigeren Klimaphase ihr Areal wieder ausweiten konnten und dass es zum mindesten in der Berührungszone zwischen der Arealen von *t.t.* und *t.b.* zu einer natürlichen Hybridisierung kam. Eine taxonomischen Anerkennung der Hybridpopulation ist ihrer Variabilität wegen nicht gerechtfertigt. — Alle drei Unterarten werden beschrieben und in einer synoptischen Tabelle verglichen. — Zahlreiche Fig.

Résumé

En se basant sur l'étude des types, ainsi que sur des recherches morphométriques effectuées sur un matériel abondant provenant de diverses régions de leur aire actuelle de répartition, l'auteur arrive à la conclusion qu'*Ephippiger terrestris* (Yersin, 1854) et *E. bormansi* (Brunner v. Wattenwyl, 1882) ne peuvent plus être classées comme espèces distinctes. Avec une nouvelle forme des Alpes de Ligurie, *E. terrestris caprai* ssp. n., elles doivent être considérées comme sous-espèces d'une seule espèce polytypique. Dans le département français des Alpes-maritimes, zone de contact des aires de *E. terrestris terrestris (t.t.)* et de *E. terrestris bormansi (t.b.)* vivent des populations intermédiaires.

La répartition actuelle s'explique si l'on admet: 1° que l'aire de répartition de l'espèce, continue à la fin de l'ère tertiaire, a été fragmentée à la suite de l'expansion des glaciers durant le Pléistocène; 2° que l'évolution infraspécifique a été favorisée par des mutations et par la sélection naturelle; 3° que les sous-espèces différenciées dans les zones périphériques ont pu étendre leur territoire durant des époques à climat plus favorable; 4° que dans les zones de contact des aires de *t.t.* et de *t.b.* une hybridation naturelle s'est produite. Vu la grande variabilité de ces populations hybrides, il ne paraît pas opportun de leur conférer un statut taxonomique. Les trois sous-espèces sont décrites et comparées dans un tableau synoptique. Nombreuses figures.

Riassunto

Basandosi sullo studio dei tipi e su ricerche morfometriche di copioso materiale proveniente da diverse regioni della zona di diffusione l'autore conclude che *Ephippiger terrestris* (Yersin, 1854) e *E. bormansi* (Brunner von Wattenwyl, 1882) non possono venir considerate più come specie separate, ma con una forma nuova delle Alpi ligure, *E. terrestris caprai ssp. n.*, come subspecie di un'unica specie politipica. Nella zona di contatto degli areali di *E. terrestris terrestris (t.t.)* e di *E. terrestris bormansi (t.b.)* nelle « Alpes Maritimes » vivono popolazioni che assumono una posizione intermedia. L'attuale aspetto di diffusione si può spiegare, se si ammette che l'areale delle specie una volta compatto, venne smembrato dalla estensione dei ghiacciai delle Alpi marittime nel pleistocene, che l'evoluzione infraspecifica venne facilitata da mutazioni e selezione, ma che le subspecie così formatesi nelle zone periferiche poterono di nuovo estendere il loro areale in una fase climatica favorevole e che, almeno nella zona di contatto fra gli areali di *t.t.* e di *t.b.* potè realizzarsi un'ibridazione naturale. Un riconoscimento tassonomico delle popolazioni ibride non è giustificato a causa della loro variabilità. — Le tre subspecie sono descritte e confrontate in una tabella sinottica. — Numerose fig.

9. LITERATURVERZEICHNIS

AZAM, J. 1892. Catalogue provisoire des Insectes Orthoptères observés jusqu'à ce jour dans les Basses Alpes. *Bull. Soc. scient. litt. Basses-Alpes*, 55 pp.

— 1901. Catalogue synonymique et systématique des Orthoptères de France. *Miscnea ent.* 9: 97-160.

BACCETTI, B. 1954. Contributo alla conoscenza dell'Ortotterofauna della Toscana continentale. *Redia* 39: 75-155.

— 1963. Notulae orthopterologicae XIX. Ricerche sugli Ortotteroidei dell'Appennino ligure orientale per il Centro di Entomologia alpina e forestale del C.N.R. *Redia* 48: 93-163.

BRUNNER VON WATTENWYL, C. 1882. Prodromus der europäischen Orthopteren. *W. Engelmann, Leipzig*, 466 pp.

BURGEFF, H. 1950. Verbreitungsstudien an der Gattung *Zygaena* Fab. *(Lepidoptera)* (mit besonderer Berücksichtigung des Problems der zwischen- und nacheiszeitlichen Besiedelung der Alpen). I. *Port. Act. biol.* Ser. A: 663-728.

— 1951. Die Meeralpengrenze der Zygaenen (Lep.), eine mit Hilfe der Populationsanalyse der Arten der Gattung *Zygaena (Lepidoptera)* durchgeführte Untersuchung über die Lokalisation und die Bedeutung geographischer Rassen in ihrem Zusammenhang mit der Eiszeit. *Biol. Zbl.* 70: 1-23.

BURR, M. 1910. Synopsis of the Orthoptera of Western Europe. *O. Janson, London*, 160 pp.

CAPRA, F. e A. M. CARLI. 1969. L'Ortotterofauna del Monte Fasce (Genova). *Archiv. Botan. Biogeogr. ital.* 45, 4.a Ser.; Vol. 14: 312-369.

CARLI, A. e S. ZUNINO. 1974. L'Ortotterofauna del Monte Beigua (Savona). *Memorie Soc. ent. ital.* 53: 5-29.

CHOPARD, L. 1951. Faune de France: Orthoptéroides. *P. Chevalier, Paris*, 359 pp.

DREUX, Ph. 1962. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. Thèses présentées à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris. *Annls Sci. nat.* (12. sér. Zool.) 3: 323-766.

— 1977. L'espèce chez les Orthoptères in: Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. II. *Mém. Soc. zool. Fr.* 39: 95-136.

FINOT, A. 1980. Faune der France: Insectes Orthoptères. *E. Deyrolle, Paris*, 322 pp.

FRUHSTORFER, H. 1921. Die Orthopteren der Schweiz und der Nachbarländer auf geographischer und ökologischer Grundlage mit Berücksichtigung der fossilen Arten. *Arch. Naturgesch.*, Abt. A. 87: 262 pp.

GRIFFINI, A. 1893. Nuova specie di Ortottero Piemontese. *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino* 8: 1-2.

— 1893. Ortotteri del Piemonte. *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino* 8: 1-29.

HARZ, K. 1969. Die Orthopteren Europas I. *W. Junk, The Hague*, 749 pp.

JOHN, B. and G. M. HEWITT. 1970. Inter-Population Sex Chromosome Polymorphism in the Grashopper *Podisma pedestris*. *Chromosoma* 31: 291-308.

LA GRECA, M. 1964. Revisione degli Efippigeridi *(Insecta, Orthoptera)* di Sicilia. *Atti Accad. gioenia Sci. nat.* ser. 6. 16: 1-23.

— 1975. La caratterizazione degli elementi faunistici e le categorie corologiche nella ricerca zoogeografica. *Animalia* 2: 101-129.

MALFATTI, G. 1879. Intorno ad alcune specie di Ortotteri genuini lombardi. *Atti Soc. ital. Sci. nat.* 22: 1-12.

MAYR, E. 1969. Principles of Systematic Zoology. *Mc. Graw-Hill, New York.* Deutsche Ubersetzung von KRAUS, O. 1975. Grundlagen der zoologischen Systematik. *P. Parey, Hamburg und Berlin*, 370 pp.

NADIG, A. 1960. Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren der Schweiz und angrenzender Gebiete: I. Neubeschreibung von *Ephippiger bormansi* Brunner v. Wattenwyl. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 33: 27-46.

— 1968. Über die Bedeutung der Massifs de Refuge am südlichen Alpenrand (dargelegt am Beispiel einiger Orthopterenarten). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 41: 341-358.

— 1977. Bastardierung von *Ephippiger terrestris* und *bormansi*, einer „Zwillingsart" im Grenzgebiet der sich überschneidenden Areale in den Alpes Maritimes. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 50: 3-4.

RENSCH, B. 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. *Enke, Stuttgart*, 436 pp.

VOISIN, J. F. 1979. Autécologie et biogéographie des Orthoptères du Massif Central. *Thèse Univ. Pierre et Marie Curie, Paris.* 354 pp.

YERSIN, A. 1954. Sur quelques Orthoptères nouveaux ou peu connus du midi de la France. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.* 4: 1-8.

ZANGHERI, F. 1927. Fauna di Romagna. *Boll. Soc. ent. ital.* 59: 83-90.

Anschrift des Verfassers:

Dr. A. Nadig
Weinbergstr. 6
CH-7000 Chur, Schweiz